



Thèse pour l'obtention du grade de  
**Docteur en Biologie Intégrative des Plantes**

*École doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences et Environnement*

**Réponses de la respiration à l'augmentation  
de la température nocturne chez le riz :**  
Production de biomasse et de grains  
et conséquences pour les modèles de culture

**Auteur :** PERAUDEAU Sébastien

**Directeur de thèse :** DINGKUHN Michael

**Encadrant :** LAFARGE Tanguy

**Président du jury :** RÉGNARD Jean-Luc



Science For A Better Life



Federal Ministry  
for Economic Cooperation  
and Development

Soutenu le **19 décembre 2014**

**Composition du jury :**

EPRON Daniel	Professeur à l'université de Lorraine (Nancy)	Rapporteur
MARTRE Pierre	Directeur de recherches INRA (Clermont-Ferrand)	Rapporteur
RÉGNARD Jean-Luc	Professeur à Montpellier SupAgro (Montpellier)	Examineur
ALLARD Vincent	Chercheur INRA (Clermont-Ferrand)	Examineur
VAN RIE Jeroen	Chercheur à Bayer CropScience (Belgique)	Examineur
DINGKUHN Michael	Chercheur CIRAD (Montpellier) et IRRI (Philippines)	Examineur

# Remerciements

---

La présentation de ce manuscrit témoigne de la fin d'une ère pour moi. Lors de ces premières pages je vais m'appliquer à remercier celles et ceux qui ont participés de près ou de loin à l'élaboration de ce mémoire. Je m'excuse d'avance auprès des oubliés.

Je tiens en premier lieu à remercier l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Je remercie également Jeroen, Pieter et Ralf de Bayer CropScience, qui ont eu confiance en ce projet et qui ont accepté de le soutenir.

Tanguy, pour avoir m'avoir permis de faire cette thèse, pour m'avoir guidé et conseillé durant ces trois années de labeur.

Michael, je ne te remercierai jamais assez pour ton implication dans ce travail. Tu es définitivement un incroyable chercheur. J'ai appris de toi à chacun de nos échanges. Merci.

Thierry Simonneau, d'avoir accepté de faire parti du comité de thèse et d'avoir apporté des idées nouvelles et des réflexions intéressantes à chaque rencontre.

Thierry Mathieu, de m'avoir permis de réaliser trois des six expérimentations de cette thèse dans les serres du CNRS à Montpellier. Merci de ton implication pour les accès nocturnes. Très heureux d'avoir collaboré avec toi.

Merci aussi à Vincent et David pour m'avoir prêté et installé le matériel d'échanges gazeux plante entière.

À l'IRRI, merci à Krishna de m'avoir accueilli au sein de ton équipe, de m'avoir guidé dans la mise au point des expérimentations. Je tiens aussi à remercier Niteen, Rajeev et Wanju pour votre bonne humeur. Alex pour la gestion des cultures. Joel, Allan et Che pour votre appui technique, pour m'avoir accompagné les nuits au milieu des rats et pour votre sympathie.

À Montpellier, je remercie l'ensemble de l'équipe PAM pour l'accueil et la bonne humeur générale, particulièrement Anne et Serge pour vos conseils avisés, Nicole pour les analyses NSC, Gregory pour ta ponctualité pour le repas du midi à 11h53, Laurianne pour tes conseils et ton aide en statistiques et Alice ma première stagiaire.

Denis, champion toute catégorie des échanges gazeux, merci d'avoir partagé une partie de ton savoir sur le WALZ qui n'a plus de secret pour moi maintenant. Merci pour les apéros nocturnes !

Je remercie aussi Erika, ma colocataire de bureau. Merci pour ta sympathie, ta simplicité et ta joie de vivre.

Pour finir :

Sandrine, évidemment je n'oublie pas de te remercier. Sans toi il aurait été difficile de mener à bien autant d'expérimentations. J'ai découvert en toi une personne sympathique et souriante, toujours prête à aider. Merci beaucoup pour tous les moments passés ensemble à refaire le monde, tout en repotant, repiquant et décortiquant, de jour comme de nuit, des centaines de plantes. Merci pour tout !

Ma famille pour avoir fait de moi ce que je suis et pour être ce qu'elle est, nature et toujours présente.

Anne-Emilie, pour avoir subi cette thèse, l'éloignement, les joies et les peines. Pour avoir géré formidablement ton statut de mère « célibataire ». Pour être toujours toi-même. Pour m'avoir donné une famille qui est évidemment la plus belle du monde. Commence pour nous une nouvelle page de notre vie dont j'ai hâte d'écrire les premières lignes.

## Résumé

---

Sous un climat tropical humide, l'augmentation de la température nocturne a été associée à une diminution du rendement chez le riz. Une des hypothèses sous-tendant cette diminution est l'augmentation du taux de respiration nocturne ( $R_{\text{night}}$ ) diminuant les ressources carbonées disponibles pour la croissance de la plante. La respiration mitochondriale est communément divisée en deux composantes fonctionnelles :

- la respiration de maintenance ( $R_m$ ), qui est associée à toutes les réactions biochimiques requises pour entretenir la biomasse existante. Le taux de cette composante de la respiration doublerait suite à une augmentation de la température ambiante de 10°C ( $Q_{10} = 2$ ) ;
- la respiration de croissance ( $R_g$ ), qui est associée à tous les processus impliqués dans la création de biomasse. Cette composante de la respiration est dépendante de la disponibilité en carbohydrates dans la plante, et donc de la photosynthèse, mais aussi de la demande de la plante.

Ce travail de thèse a pour objectifs de (1) déterminer l'effet instantané (sans acclimatation) et sur le long terme (acclimatation) de l'augmentation de la température nocturne, proche de celle prédite par les scénarios climatiques, sur  $R_{\text{night}}$  et la production de biomasse et de grains ; (2) évaluer le coût de  $R_{\text{night}}$  en terme de biomasse à l'échelle de la plante entière ; (3) estimer  $R_m$  et sa réponse à l'augmentation de la température ; (4) évaluer l'effet de la valeur  $Q_{10}$  sur la modélisation de la production en biomasse.

Pour atteindre ces objectifs, deux expérimentations ont été conduites en serre, deux en chambres de culture et une au champ, à Montpellier (France) et à la station expérimentale de l'IRRI (International Rice Research Institute, Philippines).

L'augmentation modérée de la température nocturne de 1.9°C au champ et 3.5°C en chambre de culture de l'initiation paniculaire à maturité, et de 3.8 à 5.4°C en serre du repiquage à maturité, a entraîné l'augmentation significative de  $R_{\text{night}}$  (+13 à +35%). Dans le même temps, cette augmentation n'a pas eu d'effet significatif sur la production de biomasse sèche et de grains des écotypes indica et aus, mais la production en grains de l'écotype japonica a été significativement plus faible. Le coût en biomasse de la respiration, en conditions de température nocturne plus élevée, a augmenté légèrement mais n'a pas été associé à une variation significative de la production de biomasse sèche.

L'augmentation de la température nocturne sur le long terme (acclimatation) a eu un impact plus faible sur  $R_{\text{night}}$  (facteur de 1.14 à 1.67 entre 21 et 31°C) que l'augmentation instantanée (sans acclimatation) (facteur 2.4 entre 21 et 31°C). Le coût quotidien en biomasse de  $R_m$ , a été de 0.3 à 1.2% (feuilles complètement développées) et de 1.5 à 2.5% (plantules entières). La  $R_m$  a augmenté d'un facteur 1.49 entre 21 et 31°C et représentait environ 33% de

$R_{\text{night}}$ . Ce facteur est plus faible que l'hypothèse du  $Q_{10} = 2$  qui surestime les effets de l'augmentation des températures sur  $R_m$ .

Le modèle d'analyse de sensibilité a montré que la valeur du coefficient  $Q_{10}$  a un rôle significatif dans la prédiction de la production de biomasse sèche dans les modèles de culture. Le rendement simulé diminue de 9% ( $Q_{10} = 2$ ) et de 5% ( $Q_{10} = 1.5$ ) lorsque la température moyenne journalière augmente de 2°C. Ainsi, prendre en compte l'acclimatation dans la réponse des plantes à l'augmentation des températures est important pour augmenter la précision des modèles. L'augmentation de la précision des modèles passera aussi par l'analyse des variations de la respiration en conditions naturelles.

**Mots Clefs.** *Oryza sativa* L.; Température nocturne ; Respiration nocturne ; Production de biomasse et de grains ; Acclimatation ; Modèle de culture.

## Abstract

---

In tropical climate, increasing night temperature was reported to be associated with a decline in grain yield in rice. This can be partly due to an increase in night respiration rate ( $R_{\text{night}}$ ) which causes a depletion of carbohydrate supply available for plant growth. Mitochondrial respiration is commonly divided in two functional components;

- Maintenance respiration ( $R_m$ ) which is associated with all biochemical reactions required to maintain existing biomass. The rate of this respiration component would double when ambient temperature increase by 10°C ( $Q_{10} = 2$ ).
- Growth respiration which is associated with all processes involved in establishment of new biomass. This respiration component is driven by carbohydrate supply and thus, by the photosynthesis rate, and by plant demand.

The present work aims to (1) determine the effects of short-term (without acclimation) and long-term (with acclimation) increase in night temperature similar to that projected by future climate scenarios on  $R_{\text{night}}$ , and vegetative biomass production and grain yield; (2) evaluate, in terms of loss of biomass, the cost of  $R_{\text{night}}$  at plant scale; (3) estimate the  $R_m$  and its response to temperature; and (4) evaluate the impact of  $Q_{10}$  value on biomass production.

To achieve these objectives, three experiments (one unexploitable) were conducted in greenhouses, two in growth chambers and one in the field, at Montpellier (France) or at the experimental station of IRRI (International Rice Research Institute).

The moderate increase in night temperature from panicle initiation to maturity in the field by 1.9°C and in growth chambers by 3.5°C, and from transplanting to maturity in greenhouse experiments by 3.8 to 5.4°C, did affect significantly  $R_{\text{night}}$  that increased by 13 to 35%. In the same time, it did not affect significantly biomass production and grain yield for indica and aus cultivars, whereas grain production decline was observed for japonica. Calculated biomass losses due to increased  $R_{\text{night}}$  under increased night temperature were important but were not associated with a change in biomass production or grain yield.

Effect of long-term exposure to increased night temperature (acclimation) on  $R_{\text{night}}$  was smaller (factor 1.14 to 1.67 between 21 to 31°C) than that of short-term exposure (without acclimation) (factor 2.4 between 21 to 31°C). In this work, 0.3 to 1.2% (expanded leaves) and 1.5 to 2.5% (whole seedlings) of existing dry biomass was lost daily to  $R_m$ . The  $R_{\text{night}}$  was composed by about 33% of  $R_m$ , which increased by factor 1.49 between 21 and 31°C. This is below the common assumption of  $Q_{10} = 2$  that thus overestimates the effect of increasing night temperature on  $R_m$ .

A model sensitivity analysis showed that the  $Q_{10}$  value is important in the prediction of biomass production in crop models. Yield is expected to decline by 9% ( $Q_{10} = 2$  assumption)

and by 5% ( $Q_{10} = 1.5$  assumption) with increasing mean daily temperature by 2°C. Thus, taking into account the acclimation response to temperature change is important for models accuracy. Making crop models more accurate requires more knowledge thermal effect on respiration in the field.

**Keys words.** *Oryza sativa* L.; Night temperature; Night respiration; Biomass and grain productions; Acclimation; Crop model.

# Sommaire

<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>2</b>
<b>RESUME .....</b>	<b>4</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>6</b>
<b>LISTE DES FIGURES, TABLES, IMAGES ET SCHEMAS .....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION GENERALE .....</b>	<b>14</b>
1. CHANGEMENTS CLIMATIQUES .....	14
2. PRODUCTION ET CONSOMMATION DE RIZ DANS LE MONDE .....	15
3. VARIETES DE RIZ CULTIVEES PRINCIPALEMENT ISSUES D'ORYZA SATIVA.....	16
4. CYCLE DE DEVELOPPEMENT DU RIZ : TROIS PHASES PRINCIPALES .....	18
5. SENSIBILITE DU RIZ AUX VARIATIONS DE TEMPERATURES .....	19
5.1. <i>Températures basses</i> .....	20
5.2. <i>Températures élevées</i> .....	20
5.2.1. Augmentation de la température diurne.....	21
5.2.2. Augmentation de la température nocturne .....	22
5.3. <i>Relation entre l'augmentation de la température et la concentration en CO<sub>2</sub></i> .....	24
6. PHOTOSYNTHESE : REPONSE A LA TEMPERATURE .....	24
6.1. <i>Photosynthèse : généralités</i> .....	24
6.2. <i>Effet de l'augmentation des températures sur le taux de photosynthèse</i> .....	26
7. RESPIRATION ET TEMPERATURE : ROLE DANS LA BALANCE CARBONEE .....	28
7.1. <i>Respiration et photorespiration : généralités</i> .....	28
7.2. <i>Mesures et quantification du taux de respiration</i> .....	29
7.2.1. Mesure de la respiration nocturne .....	29
7.2.2. Mesure de la respiration diurne .....	30
7.3. <i>Réponse du taux de respiration à la température</i> .....	31
7.4. <i>Respiration et modélisation : prise en compte de la température</i> .....	32
7.4.1. Respirations de maintenance/croissance et Q <sub>10</sub> : généralités sur deux paradigmes.....	33
7.4.2. Respiration de maintenance et température .....	34
<b>OBJECTIFS DE LA THESE ET PRESENTATION DES CHAPITRES .....</b>	<b>35</b>
REFERENCES.....	37
<b>COMPLEMENT D'INFORMATION : MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>44</b>
1. MATERIELS VEGETAUX.....	44
2. MESURES DES ECHANGES GAZEUX A L'ECHELLE DE LA PLANTE .....	45
2.1. <i>GFS-3000 ou 3010 : Mesure à l'échelle de la feuille</i> .....	45
2.2. <i>Dispositif de mesure à l'échelle de la plante</i> .....	45
2.3. <i>Fonctionnement d'un détecteur opto-pneumatique</i> .....	49
3. DISPOSITIF D'AUGMENTATION DE LA TEMPERATURE AU CHAMP : T-FACE .....	51
REFERENCES.....	53
<b>CHAPITRE 1 : INCREASE IN NIGHT TEMPERATURE IN RICE ENHANCES RESPIRATION RATE WITHOUT SIGNIFICANT IMPACT ON BIOMASS ACCUMULATION .....</b>	<b>54</b>
ABSTRACT.....	55
INTRODUCTION.....	55
MATERIALS AND METHODS .....	57
<i>Plant management</i> .....	57
<i>Temperature treatment</i> .....	58
<i>Specific and plant leaf area, yield components and grain dry weight</i> .....	58



<i>Calculation of the values predicted by Peng's relationships</i> .....	59
<i>Gas exchange measurements</i> .....	59
<i>Estimation of the biomass consumed by the respiration process</i> .....	61
<i>Statistical analysis</i> .....	62
RESULTS .....	63
<i>Climatic conditions</i> .....	63
<i>Phenology</i> .....	64
<i>Leaf area-based and dry matter-based respiration rate, and specific leaf area</i> .....	65
<i>Carbon assimilation under different NT</i> .....	67
<i>Biomass loss due to respiration under both thermal treatments</i> .....	68
<i>Effect of increased minimum temperature on plant performance</i> .....	70
DISCUSSION .....	73
<i>Night respiration and carbon assimilation</i> .....	73
<i>Increased NT did not affect grain production of indica and aus cultivars</i> .....	74
<i>Pre-floral phase is sensitive to increase in NT for Cocodrie and M202</i> .....	74
<i>Higher respiration rate under increased NT did not affect biomass</i> .....	75
<i>Biomass cost of respiration</i> .....	75
REFERENCES.....	77
<b>CHAPITRE 2 : EFFECT OF CARBOHYDRATES AND NIGHT TEMPERATURE ON NIGHT RESPIRATION IN RICE.</b>	<b>79</b>
AVANT-PROPOS .....	79
ABSTRACT.....	80
INTRODUCTION .....	80
MATERIALS AND METHODS .....	82
<i>Plant management</i> .....	82
<i>Temperature treatments and relative humidity</i> .....	83
<i>Light treatments</i> .....	84
<i>Gas exchange measurements</i> .....	85
<i>Non-structural carbohydrates analysis</i> .....	86
<i>Statistical analysis</i> .....	87
RESULTS .....	88
<i>Relationship between leaf respiration rate and leaf starch or soluble sugar content</i> .....	88
<i>Effect of previous day's radiation level and night temperature on leaf respiration rate</i> .....	90
<i>Effect of treatments and cultivar on leaf non-structural carbohydrate content</i> .....	93
<i>Instantaneous leaf respiration response to temperature</i> .....	94
<i>Estimating maintenance respiration</i> .....	96
DISCUSSION .....	98
<i>Major findings</i> .....	98
<i>Methodological and conceptual uncertainties</i> .....	99
<i>Temperature, the <math>Q_{10}</math> rule and acclimation</i> .....	100
<i>Is dark respiration substrate driven?</i> .....	101
CONCLUSION.....	102
ACKNOWLEDGMENTS.....	102
SUPPLEMENTARY FILE .....	102
<i>Relationship between night respiration and hour of measurement</i> .....	102
REFERENCES.....	103
<b>CHAPITRE 3 : ANALYSE DE SENSIBILITE DE LA RESPIRATION DE MAINTENANCE ET DU RENDEMENT A LA VALEUR <math>Q_{10}</math></b>	<b>107</b>
INTRODUCTION.....	107
MATERIELS ET METHODES .....	108
<i>Sites d'étude</i> .....	108
<i>Données météorologiques</i> .....	108
<i>Génotype</i> .....	108
<i>Constantes utilisées</i> .....	109
<i>Paramètres modulables</i> .....	110
<i>Dépendance entre <math>Q_{10}</math>, <math>K_{rm}</math> et température de référence</i> .....	110

## Sommaire

<i>Scénarios</i> .....	111
RESULTATS - DISCUSSION.....	111
<i>Comparaison des sites et saisons de culture</i> .....	111
<i>Interaction <math>Q_{10}</math> et température</i> .....	112
CONCLUSION.....	114
RÉFÉRENCES.....	115
<b>SYNTHESE</b> .....	<b>116</b>
<b>DISCUSSION GENERALE</b> .....	<b>118</b>
SCENARIOS CLIMATIQUES ET CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES DE L'ETUDE .....	118
CHOIX DES CULTIVARS .....	119
EXPERIMENTATION AU CHAMP, EN SERRE OU EN CHAMBRE DE CULTURE ? .....	119
AUGMENTATION DE LA RESPIRATION ET PERTE DE BIOMASSE.....	120
REPONSE DE LA RESPIRATION A L'AUGMENTATION DE LA TEMPERATURE NOCTURNE .....	121
REPRESENTATIVITE DES MESURES .....	122
DISTINCTION ENTRE RESPIRATION DE MAINTENANCE ET DE CROISSANCE .....	123
IMPORTANCE DE LA VALEUR $Q_{10}$ DANS LES MODELES .....	123
<b>PERSPECTIVES</b> .....	<b>125</b>
CONFIRMER LA COHERENCE DES RESULTATS A L'ECHELLE DE LA PLANTE ET DU COUVERT, DANS DES ENVIRONNEMENTS VARIES .....	125
DIVERSITE GENETIQUE DE LA REPONSE DE LA RESPIRATION A L'AUGMENTATION DE LA TEMPERATURE NOCTURNE .....	126
AMELIORER LA MODELISATION POUR IDENTIFIER LES CAUSES DE LA DIMINUTION DES RENDEMENTS.....	126
SELECTIONNER OU CREER DES VARIETES SUR DE NOUVEAUX CRITERES .....	127
RÉFÉRENCES.....	128
<b>ANNEXE : DIAGRAMME PNEUMATIQUE DU GFS-3000</b> .....	<b>130</b>

# Liste des figures, tables, images et schémas

## Introduction

<b>Figure 1</b> : Dendrogramme des distances génétiques des six groupes génétiques de riz.....	17
<b>Figure 2</b> : Evolution des températures moyennes maximum, minimum et du DTR (Diurnal Temperature range) à l'échelle du globe entre 1950 et 1994. ....	20
<b>Figure 3</b> : Fertilité des épillets selon le stade de développement de la panicule .....	21
<b>Figure 4</b> : Relation entre le rendement en grains du riz et la température minimum moyenne .....	22
<b>Figure 5</b> : Relation entre le rendement en grains du riz et la température nocturne minimum .....	23
<b>Figure 6</b> : Représentation simplifiée de la phase claire de la photosynthèse.....	25
<b>Figure 7</b> : Représentation théorique de la détermination de la $R_{day}$ et de la $R_{night}$ par la méthode Kok (1948).....	30
<b>Figure 8</b> : Représentation théorique de la détermination de la $R_{day}$ par la méthode Laisk (1977).....	31
<b>Table 1</b> : Températures critiques (basse et haute) et températures optimales pour le développement du riz aux différents stades de développement.....	20
<b>Image 1</b> : Plants de riz au stade végétatif.....	18
<b>Image 2</b> : Emergence et floraison d'une panicule de riz.....	18
<b>Image 3</b> : Grains de panicules de riz en cours de remplissage et de maturation.....	19

## Complément d'information : Matériels et Méthodes

<b>Table 1</b> : Cultivars étudiés dans ce travail de thèse .....	44
<b>Image 1</b> : Dispositif de mesure de la respiration à l'échelle de la plante.....	46
<b>Image 2</b> : Caisson contenant l'appareillage électronique et l'analyseur de gaz (vue arrière).....	49
<b>Image 3</b> : Dispositif T-FACE au champ à l'IRRI (Philippines) .....	51
<b>Image 4</b> : Photographie du dispositif T-FACE .....	51
<b>Image 5</b> : Photographie thermique du dispositif au champ avec au premier plan un anneau T-FACE.....	52
<b>Image 6</b> : Photographie thermique du dispositif au champ avec au premier plan un anneau Control..	52
<b>Schéma 1</b> : Représentation simplifiée du dispositif de mesure des échanges gazeux à l'échelle de la plante .....	47
<b>Schéma 2</b> : Représentation du fonctionnement d'une chambre de mesures d'échanges gazeux à l'échelle de la plante.....	47
<b>Schéma 3</b> : Passage du rayonnement infrarouge au travers des cellules « référence » et « échantillon » .....	50
<b>Schéma 4</b> : Fonctionnement d'un détecteur pneumatique .....	50
<b>Schéma 5</b> : Répartition des anneaux « T-FACE » et des anneaux « Control » .....	51

## Chapitre 1

<b>Figure 1:</b> Time-course of temperatures from transplanting to maturity of the latest cultivar in field experiment .....	64
<b>Figure 2:</b> Time to flowering in terms of days after transplanting (DAT) .....	65
<b>Figure 3:</b> Leaf respiration rate based on leaf area or dry matter .....	66
<b>Figure 4:</b> Plant leaf area and specific leaf area (SLA) at panicle initiation (GH1) and 33 days after transplanting (Field) .....	67
<b>Figure 5:</b> CO <sub>2</sub> assimilation rate .....	68
<b>Figure 6:</b> Estimated biomass consumed by respiration, actual biomass measured at maturity and at flowering, and potential biomass .....	69
<b>Figure 7:</b> Respiration rate of rice accessions Hybrid 1 and N22 at leaf level or plant level .....	69
<b>Figure 8:</b> Grain dry weight, spikelets per square meter, filling rate percentage and 1000 grain dry weight at maturity in GH2 and in the field .....	71
<b>Figure 9:</b> Grain dry weight, above ground dry weight (ADW) at maturity and spikelets per square meter in GH1 and GH2 .....	72
<b>Table 1:</b> Temperatures data of experiments .....	63
<b>Table 2:</b> Climatic data of experiments .....	64

## Chapitre 2

<b>Figure 1:</b> Leaf respiration rate at night in relation to starch and SS (Soluble Sugar) concentrations ..	88
<b>Figure 2:</b> Relationship between leaf night respiration rate and non-structural carbohydrates (NSC) vs. PAR (Photosynthetic Active Radiation) .....	90
<b>Figure 3:</b> Relationship of night respiration rate on whole seedlings vs. PAR (Photosynthetic Active Radiation) .....	92
<b>Figure 4:</b> Immediate night leaf respiration response curves to temperature .....	94
<b>Figure 5:</b> Estimated maintenance respiration ( $R_m'$ ), i.e. night respiration rate under conditions of zero incident light on previous day, of leaves acclimated to different night temperatures .....	96
<b>Figure 6:</b> Relationship between relative (fraction of control) estimated maintenance respiration rate ( $R_m'$ ) and night temperature to which the plants were fully acclimated .....	97
<b>Figure 1S:</b> Leaf night respiration rate for Hybrid and N22 .....	102
<b>Table 1:</b> Climatic data of experiments .....	84
<b>Table 2:</b> Average PAR at plant tops during the day before night respiration measurements .....	85
<b>Table 3:</b> Identification of series of measurements .....	86
<b>Table 4:</b> Coefficients of linear regressions between leaf respiration rate and starch or soluble sugar contents .....	89
<b>Table 5:</b> Results of three-way ANOVA for the factors light treatment, night temperature treatment and cultivar on night respiration rate and leaf non-structural carbohydrate (NSC) content .....	91
<b>Table 6:</b> Characteristics of linear regression of instantaneous night respiration rate ( $\mu\text{mol.g}^{-1}.\text{s}^{-1}$ ) responses to increased NT from 19°C to 31°C .....	95
<b>Table 7:</b> Estimated maintenance respiration rates (" $R_m$ ") expressed as CH <sub>2</sub> O lost per unit dry matter per day and $R_m'/R_n$ ratio .....	97

### **Chapitre 3**

<b>Figure 1:</b> Accumulation de la biomasse (fraction minérale incluse) par unité de surface au cours du cycle de développement de la culture selon le scénario Q2, $T_{obs}$ .....	112
<b>Figure 2:</b> Accumulation de la biomasse aérienne au cours du cycle de développement en fonction de la température ( $T_{obs}$ ou $T_{+2}$ ) et du $Q_{10}$ (2 ou 1.5 <sub>norm</sub> ) .....	113
<b>Table 1:</b> Valeurs absolues des paramètres modulables selon les scénarios envisagés.....	111
<b>Table 2:</b> Effet de la valeur $Q_{10}$ et de l'augmentation des températures sur la biomasse aérienne à maturité (minéraux inclus), le rendement en grain et les pertes cumulées due à $R_m$ sur le site de Maligaya.....	113

# Introduction générale

---

## **1. Changements climatiques**

Le climat de notre planète a été suffisamment stable pour entretenir la vie pendant des millions d'années malgré son dynamisme et des alternances de temps chaud et froid. Il y a plus de 230 millions d'années, vers la fin du Paléozoïque, les glaciers recouvraient la plus grande partie des tropiques actuels (Berger 1989 ; Censier *et al.* 1992). Plus tard, durant une bonne partie du Mésozoïque, alors que les dinosaures dominaient la Terre (il y a 180 millions à 65 millions d'années), les températures étaient beaucoup plus élevées qu'elles ne le sont aujourd'hui (Berger 1989). Plus récemment, il y a environ 6 000 ans, les glaciers étaient en phase de retrait et les températures moyennes sur Terre à peu près égales à celles d'aujourd'hui : les étés étaient légèrement plus chauds et les hivers plus froids (Berger 1989). Nombreux sont les scientifiques qui estiment que la période de températures relativement douces dont nous bénéficions aujourd'hui finira par conduire à une nouvelle ère glaciaire.

Au début du XIII<sup>e</sup> siècle, a débuté une période de 600 années de refroidissement prononcé, connue sous le nom de Petit Age Glaciaire (Berger 1989). Ce n'est qu'à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, qu'une tendance au réchauffement a commencé à se manifester dans les deux hémisphères (Berger 1989). De nombreux facteurs peuvent être associés à ce réchauffement climatique encore observé actuellement : des facteurs astronomiques comme l'activité solaire, géologiques comme la tectonique des plaques ou atmosphériques comme les gaz à effet de serre. À ces facteurs, s'ajoutent d'autres éléments comme l'albédo de la Terre ou la couverture nuageuse, par exemple, qui forment un système complexe que la communauté scientifique spécialisée en climatologie s'affaire à comprendre.

Depuis le XIX<sup>e</sup> siècle, les scientifiques ont pris conscience que le changement climatique n'affecte pas toutes les régions du globe de la même manière. À moyen terme l'augmentation des températures devrait être plus importante dans les régions tropicales et subtropicales qui correspondent à la principale aire de production du riz dans le monde, que sous moyennes latitudes (IPCC 2013). Ces augmentations de températures devraient être aussi plus néfastes pour la production du riz car supérieures aux températures optimales. À l'échelle du globe, le scénario climatique le plus optimiste présenté par l'IPCC (2013) prévoit une augmentation de 0.9 à 2.3°C d'ici à 2081-2100 grâce à une très forte réduction des gaz à effet de serre, tandis que le scénario le plus pessimiste prévoit une augmentation de 3.2 à 5.4°C en 2081 à 2100, avec une prolongation de l'émission des gaz à effet de serre tels qu'ils sont émis actuellement. Ces valeurs sont données en augmentation depuis 1850-1900, date des premières mesures de température terrestre. Pour chaque région et à chaque saison, plus que l'augmentation de la température globale, ce sont les perturbations du cycle de l'eau et les modifications des risques d'événements météorologiques extrêmes (sécheresse, pic de chaleur, ouragan, etc.) qui

sont le plus à craindre. Ces changements climatiques auront, sans aucun doute, un impact sur la production agricole. Dans le cadre de cette thèse nous étudierons les effets de l'augmentation des températures nocturnes sur la production de riz qui est cultivé dans plus de 123 pays, réparti sur les cinq continents (FAOSTAT).

## **2. Production et consommation de riz dans le monde**

Depuis des millénaires, le riz est l'alimentation de base de plus de la moitié de l'humanité. L'Asie représente à elle seule environ 90% de la production et de la consommation mondiale (FAOSTAT ; Mohanty 2013). En 2013, 88% des surfaces rizicoles étaient cultivées en Asie, principalement en Inde et en Chine, alors que seulement 7% l'étaient en Afrique, 3% en Amérique du Sud et moins de 2% en Europe (FAOSTAT). Depuis le milieu du XX<sup>ème</sup> siècle, début de la révolution verte, la mécanisation des pratiques agricoles, la sélection de variétés à haut rendement et l'utilisation d'intrants et de l'irrigation ont permis d'augmenter continuellement la production mondiale de riz. Ces pratiques ont abouti à une augmentation du rendement qui associée à une augmentation sensible des surfaces cultivées, a hissé le riz sur le podium des céréales les plus cultivées en termes de surfaces (166 Mha) et de production (745 Mt), derrière le blé et le maïs (FAOSTAT).

Par pays, les rendements moyens en 2013 ont varié de moins d'une tonne par hectare au Congo ou en Gambie par exemple, à plus de dix tonnes par hectare en Australie. En Asie, ils étaient d'environ cinq tonnes par hectare (FAOSTAT). Localement, sur une parcelle donnée et pour un génotype donné, les rendements peuvent atteindre 16 tonnes par hectare. Le climat, la nature du sol, la qualité des semences et les techniques culturales sont des points déterminants dans la mise en place du rendement. De plus, le choix des génotypes et leurs adaptations aux contraintes locales sont également essentiels pour continuer d'augmenter les rendements. Cependant, cette augmentation globale des rendements masque une stagnation du potentiel de rendement sous climats tropicaux à environ dix tonnes par hectare (Peng *et al.* 1999). Ainsi, l'ensemble de la communauté scientifique doit relever le challenge et tenter de repousser ce plafond.

L'adaptation des variétés de riz aux changements environnementaux est et sera une condition *sine qua non* pour augmenter les rendements et ainsi subvenir aux besoins alimentaires mondiaux.

*Note : Est présentée ci-dessous une liste non exhaustive des différents systèmes de cultures du riz :*

- le riz irrigué, avec en permanence une lame d'eau de quelques centimètres sur la culture, est sans doute celui qui produit actuellement les meilleurs rendements ;
- le riz pluvial est dépendant des alternances de pluies et de temps sec qui selon les régions sont plus ou moins marquées ;
- le riz flottant dont les graines sont semées alors que le sol n'est pas inondé, a la capacité de croître au fur et à mesure que le niveau de l'eau s'élève. Les plants de riz peuvent alors atteindre plusieurs mètres de long.

### **3. Variétés de riz cultivées principalement issues d'*Oryza sativa***

La riziculture jouit de l'extraordinaire capacité d'adaptation du riz et d'un large panel de variétés cultivées, lui permettant d'être présente dans des conditions climatiques très diverses, allant du climat tropical humide d'Asie du Sud-Est au climat sec d'Afrique de l'Ouest. On le trouve aussi sur des milieux très défavorables comme des sols acides, pauvres ou salins par exemple. Il existe de nombreuses variétés cultivées avec une distinction forte entre celles d'Afrique et celles du reste du monde. Les variétés Africaines ont longtemps été et restent encore majoritairement issues de l'espèce *Oryza glaberrima* même si depuis quelques années se développent aussi des variétés hybrides issues d'*O. glaberrima* et *O. sativa*. En Asie, les riziculteurs cultivent exclusivement l'espèce *O. sativa* qui représente la très large majorité de la surface rizicole mondiale, et au sein de laquelle on distingue communément deux sous-espèces : *O. sativa japonica* originaire du Japon et *O. sativa indica* originaire d'Inde.

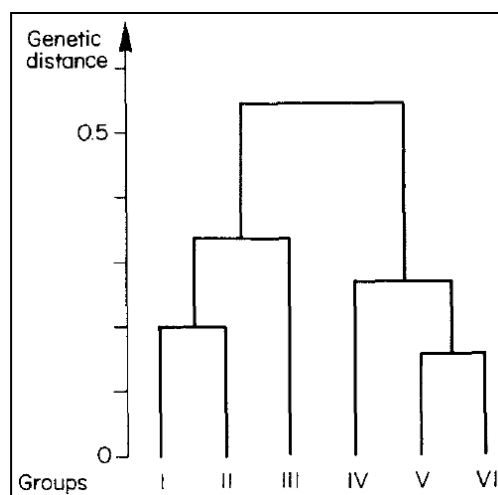
La classification des sous espèces de riz est une longue histoire. Dès 1884, Tanaka tente de classer les différents cultivars de riz japonais selon les caractéristiques morphologiques de leurs grains qu'il sépare en deux groupes principaux : glumes longues et glumes courtes (Katayama 1993). Par la suite, alors que certains chercheurs classent les cultivars de riz en trois groupes (*indica*, *japonica* et *javanica*), Kato (1930), cité par Katayama (1993) met en évidence l'existence de seulement deux groupes : *indica* et *japonica*. Plus récemment, des études génétiques, sur 1668 variétés de riz, utilisant le polymorphisme d'isoenzymes, ont mis en évidence six groupes plus ou moins éloignés génétiquement (Glaszmann 1987). Les deux groupes les plus éloignés génétiquement, groupe I (*indica*) et VI (*japonica*) (Figure 1), représentent 80% des variétés étudiées par Glaszmann (1987). Génétiquement proche des *indica* on retrouve les écotypes *aus* et *boro* (groupe II), et proche des *japonica*, les riz aromatiques *basmati* et *sadri* (groupe V). Les groupes III et IV sont mineurs et ne représentent pas plus de 1% de la population étudiée dans le travail de Glaszmann (1987).

Ces différentes classifications dépendent d'une part de l'échantillonnage variétal utilisé et d'autre part de la méthode : génétique (microsatellites, isoenzymes) ou trait phénotypique (morphologie des grains). Ainsi, il y a une dizaine d'années, d'autres études ont mis en évidence une classification légèrement différente avec cependant toujours les mêmes extrêmes que sont les écotypes *indica* et *japonica* (Glaszmann *et al.* 2003 ; Garriss *et al.* 2005).

Les cultivars appartenant au groupe *indica* sont principalement distribués au sud de la Chine, à Taïwan, en Inde et au Sri Lanka, alors que ceux du groupe *japonica* se retrouvent principalement au nord de la Chine, au Japon et en Corée.



**Figure 1** : Dendrogramme des distances génétiques des six groupes génétiques de riz. Données issues de l'étude de 15 loci d'isoenzyme sur 1668 variétés (d'après Glazmann *et al.* 1987).



Ces différentes aires de production se traduisent, entre autres, par une adaptation différente des génotypes aux stress environnementaux tels que le déficit hydrique et l'augmentation de la température. Dans le groupe japonica, au sein duquel se trouvent aussi des cultivars tolérants, les cultivars d'origines tempérés sont plus sensibles à l'augmentation de la température que ceux d'origines tropicales (Matsui *et al.* 2001). Au sein du groupe indica, des cultivars tolérants ou sensibles ont aussi été identifiés (Prasad *et al.* 2006) bien que leur sensibilité (et celle des aus/boro) à l'augmentation importante des températures diurnes à floraison soit, en générale, plus faible (en terme de stérilité des épillets) que celles des écotypes japonica et assimilés (sadri/basmati) (Prasad *et al.* 2006 ; Jagadish *et al.* 2008 ; Coast *et al.* 2014). Une classification précise de la tolérance de cultivars ou d'écotypes en réponse à l'augmentation des températures nocturnes n'a pas été établie à ce jour. Cependant, les études récentes prises dans leur ensemble mettent en évidence une sensibilité accrue des écotypes japonica comparée aux écotypes indica (Cheng *et al.* 2009 ; Kanno *et al.* 2009 ; Kanno et Makino 2010 ; Nagarajan *et al.* 2010 ; Shi *et al.* 2012).

*Note : Le cultivar N22 (aus) est communément admis comme très tolérant à des températures diurnes élevées et a donc été pris comme sujet d'étude dans cette thèse en qualité de témoin. Un cultivar hybride écotype indica récemment sélectionné et développé dans des environnements à fort potentiel qui diffère de N22 par son architecture, sa vigueur et son potentiel de rendement, a aussi largement été étudié dans ce travail. Pour compléter, d'autres cultivars d'écotype indica ou aus et des cultivars d'écotype japonica ont été pris en compte, pour étendre la gamme potentielle de réponse à l'augmentation de la température nocturne. Le cultivar Gharib, connu pour sa sensibilité à la température nocturne élevée, n'a pas fait l'objet d'une étude approfondie en raison de son développement médiocre dans les conditions expérimentales en serre à Montpellier.*

#### **4. Cycle de développement du riz : trois phases principales**

La durée du cycle de développement du riz varie de moins de 80 jours à plus de 200 jours selon les variétés et leur sensibilité à la photopériode (Yoshida 1981). Ce cycle se décompose en trois principales phases de développement : végétative, reproductive et de remplissage.

- La phase végétative débute à la germination et correspond à la mise en place des feuilles, des tiges et des racines. C'est durant cette phase de développement que le nombre de talles par unité de surface, l'une des composantes du rendement, se met en place. La phase végétative prend fin à l'initiation paniculaire, lorsque le méristème stoppe la production végétative et débute celle des organes reproducteurs. Cette première phase de développement est communément considérée comme celle qui explique le mieux les différences de durée de cycle entre les cultivars (Yoshida 1981).



**Image 1** : Plants de riz au stade végétatif.

- La phase reproductive débute à l'initiation paniculaire et se termine par la floraison. Elle correspond à la mise en place de la panicule et l'allongement des entre-nœuds. Le nombre de panicules par talle et le nombre d'épillets par panicule sont les composantes du rendement mises en place au cours de cette phase de développement. Pour la majorité des cultivars classiquement produits, la durée de la phase reproductive est généralement considérée comme stable avec 30 jours (Yoshida 1981 ; Hoshikawa 1989). Cependant, cette durée varie chez certaines variétés plus marginales. Au stade floraison mais aussi durant la dizaine de jours qui le précèdent (formation des grains de pollen), le pourcentage de grains fertiles est déterminé. La totale exsertion de la panicule est aussi un point déterminant. En effet, tous les épillets enfouis dans la gaine de la tige au moment de la floraison seront stériles.



**Image 2** : Emergence et floraison d'une panicule de riz.

- La phase de remplissage, comme son nom l'indique, correspond au remplissage des épillets suivi de la maturation des grains. Le poids de mille grains (PMG) est la composante du rendement qui s'établit principalement à l'issue de ce stade, toutefois, la taille potentielle des grains est déterminée lors de la phase reproductive et joue aussi un rôle dans le PMG final. Le remplissage des grains se fait principalement via les produits de la photosynthèse des dernières feuilles développées et aussi via un transfert des réserves carbonées présentes dans la plante vers les panicules.

**Image 3** : Grains de panicules de riz en cours de remplissage et de maturation.



D'une manière générale, le stade microspore (10 jours avant anthèse) et le stade floraison sont les plus sensibles à l'augmentation de la température diurne, alors que la phase végétative l'est moins. En ce qui concerne la température nocturne, les phases sensibles, si elles existent, ne sont pas bien déterminées.

## ***5. Sensibilité du riz aux variations de températures***

Dans le contexte du changement climatique, la sécheresse et les inondations, le réchauffement de l'air et l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> sont les principales variables environnementales qui impacteront le développement des cultures.

Le stress thermique est le plus souvent associé à des températures extrêmes (froides ou chaudes) qui affectent le développement de la culture et diminuent le rendement. Une vue d'ensemble des températures critiques, pour les principaux stades de développement du riz, a été proposée par Yoshida (1977) et Shah *et al.* (2011) (Table 1). Ces données générales ne se vérifient pas chez toutes les variétés mais permettent d'appréhender les gammes de températures critiques et optimales.

**Table 1** : Températures critiques (basse et haute) et températures optimales pour le développement du riz aux différents stades de développement (<sup>a</sup>adapté de Yoshida *et al.* 1977 ; <sup>b</sup>adapté de Shah *et al.* 2011).

Stade de développement	Température critique (°C)			
	Basse <sup>a</sup>	Haute <sup>a</sup>	Haute <sup>b</sup>	Optimale <sup>a</sup>
Germination	10	45	40	20-35
Levée	12-13	35	35	25-30
Enracinement	16	35	-	25-28
Allongement foliaire	7-12	45	-	31
Tallage	9-16	33	32	25-31
Initiation des primordia de la panicule	15	-	-	-
Différenciation de la panicule	15-20	38	-	-
Floraison (anthèse)	22	35	33.7-35	30-33
Remplissage	12-18	30	29	20-25

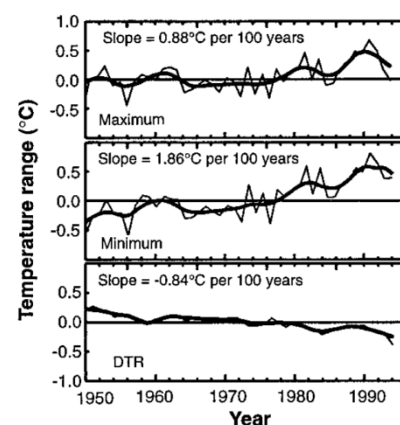
### 5.1. Températures basses

À l'heure où l'augmentation globale des températures est confirmée (IPCC 2013), évoquer un stress thermique par le froid peut paraître paradoxal. Cependant, le riz subit dans certaines régions du globe (principalement sous un climat tempéré) des températures froides pouvant affecter son développement. Il apparaît dans plusieurs études que le stade microspore est très sensible aux températures froides qui provoquent une inhibition du développement des microspores, une modification du protéome des anthères et induisent la stérilité des épillets (Godwin *et al.* 1994 ; Imin *et al.* 2005 ; Mamun *et al.* 2006). À floraison, la sensibilité aux températures froides serait moins importante bien qu'elles induisent aussi la stérilité des épillets (Yoshida 1981).

Le groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat (GIEC) prévoyant une diminution du nombre de jours froids et une augmentation du nombre de jours chauds dans les années à venir, amène à considérer comme essentielle la tolérance des cultures à ces augmentations de températures (IPCC 2013).

### 5.2. Températures élevées

L'augmentation de la température est asymétrique (Figure 2), c'est-à-dire que la température de la nuit (température minimale) augmente plus rapidement que la température du jour (température maximale) réduisant ainsi l'amplitude thermique, appelé DTR en anglais, pour Diurnal Temperature Range (Karl *et al.* 1991 ; Easterling *et al.* 1997 ; Peng *et al.* 2004 ; Vose *et al.* 2005 ; IPCC 2013).

**Figure 2** : Evolution des températures moyennes maximum, minimum et du DTR (Diurnal Temperature range) à l'échelle du globe entre 1950 et 1994 (d'après Easterling *et al.* 1997).

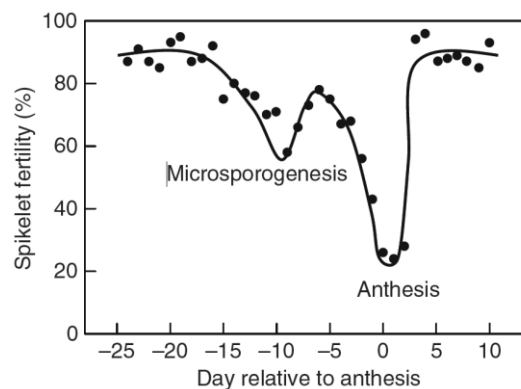
Prasad *et al.* (2006) montrent qu'une augmentation de 5°C des températures diurnes et nocturnes réduisent les rendements de l'ensemble des cultivars étudiés, composés des deux espèces *O. sativa* et *O. glaberrima*, et des écotypes indica et japonica d'origine tempérée ou tropicale. Dans cette étude, le cultivar N22 (indica) apparaît comme le plus tolérant à une augmentation concomitante des températures diurnes et nocturnes, alors que le cultivar M202 (japonica tempéré) est l'un des plus sensibles. Il montre aussi que durant les deux années d'expérimentation, le nombre de jours séparant le semis de la floraison à 50% a été tantôt réduit et tantôt augmenté, selon les variétés et les années d'expérimentations. De plus, Prasad *et al.* (2006) rapportent que la biomasse végétative sèche n'a pas été affectée par l'augmentation des températures alors que le taux d'épillets fertiles a diminué significativement, tout comme la production de grain de pollen, leur nombre sur le stigma et leur viabilité. Une augmentation des températures diurnes et nocturnes de 7°C (Jiang *et al.* 2003) ou de 10°C (Lin *et al.* 2010) lors de la phase de remplissage du riz, réduit l'activité de l'enzyme responsable de la ramification des chaînes d'amylose, ce qui modifie la structure de l'amylopectine et en réduit la quantité dans les grains (Li *et al.* 2011). Enfin, selon les modèles utilisés, une augmentation globale des températures de 1°C diminuerait le rendement d'environ 7% chez le riz (Krishnan *et al.* 2007).

La structure de ces travaux ne permet pas d'établir précisément le rôle distinct de chacune des températures diurnes et nocturnes qu'il convient d'étudier séparément pour mieux appréhender la réduction du DTR dans les années à venir et son impact sur les cultures.

### 5.2.1. Augmentation de la température diurne

Chez le riz, les deux stades de développement les plus sensibles à l'augmentation de la température sont la microsporogénèse (Endo *et al.* 2009) et la floraison (anthèse) (Yoshida 1981).

**Figure 3 :** Fertilité des épillets selon le stade de développement de la panicule. Présentation des résultats issus du cultivar BKN6624-46-2 exposé cinq jours à 35°C (d'après Wasmann *et al.* 2009).



La sensibilité des différents cultivars de riz aux fortes températures est évidemment très variable compte tenu de la grande diversité variétale cultivée. Par exemple, Jagadish *et al.* (2008) rapportent que la fertilité des épillets est peu affectée par une exposition de deux à six heures à une température de l'air de 33.7°C à floraison pour le cultivar N22, alors qu'elle est drastiquement réduite pour Azucena, amenant l'auteur à qualifier N22 de « très tolérant » et Azucena de « très sensible » aux températures diurnes élevées. Dans cette même étude, les mêmes tendances sont observées à 36.2°C avec, pour les deux variétés, une diminution de la

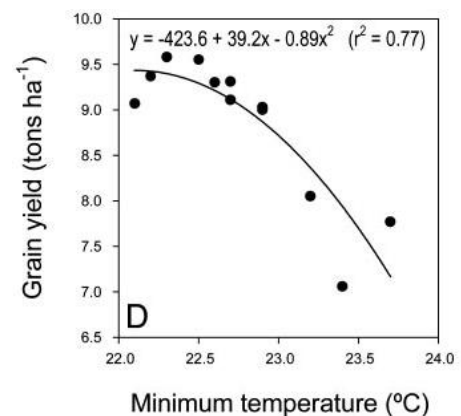
fertilité plus importante qu'à 33.7°C. Ceci suggère qu'une température diurne de l'air supérieure à 35 ou 36°C a un effet négatif sur la fertilité des épillets selon les génotypes, confirmant les gammes de températures présentées dans la table 1. Au-delà de ces températures seuils, les nombres de grains de pollen déposés sur le stigma et de grains de pollen germés diminuent, conduisant ainsi à une augmentation de la stérilité des épillets (Matsui and Omasa 2002 ; Endo *et al.* 2009 ; Jagadish *et al.* 2010).

*Note : L'appareil reproducteur femelle, notamment la capacité du pistil à être fécondé, n'est pas affecté par des températures diurnes de 39°C au stade microspore ou de 38°C à floraison (Endo et al. 2009 ; Jagadish et al. 2010).*

### 5.2.2. Augmentation de la température nocturne

Entre 1979 et 2003, la moyenne des températures nocturnes minimales a augmenté de 1.33°C au cours de la saison sèche et de 0.80°C au cours de la saison humide, à la station expérimentale de l'IRRI (International Rice Research Institute) aux Philippines (Peng *et al.* 2004). L'un des résultats majeurs de l'augmentation de la température nocturne sur la production agricole de ces dernières années, a été publié par Peng *et al.* (2004) qui concluent qu'une augmentation de 1°C des températures nocturnes, entre 22 et 23.5°C en saison sèche à l'IRRI, réduit d'environ 10% le rendement en grains du riz (Figure 4).

**Figure 4 :** Relation entre le rendement en grains du riz et la température minimum moyenne. Les données présentées ont été collectées lors des saisons sèches entre 1992 et 2003 à l'IRRI (d'après Peng *et al.* 2004).

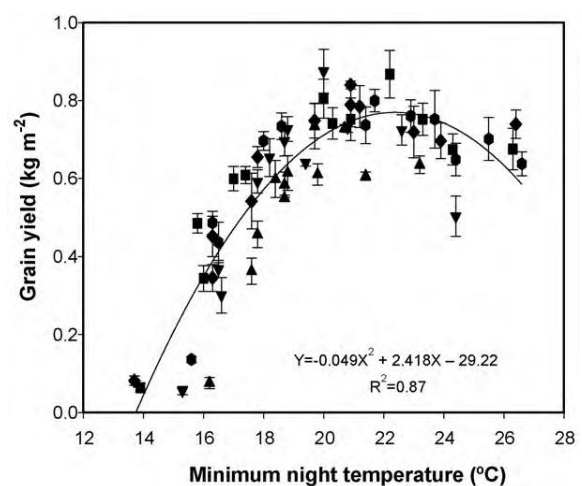


Certains modèles de cultures ont aussi montré l'impact négatif de l'augmentation de la température nocturne sur le rendement (Sheehy *et al.* 2006 ; Welch *et al.* 2010). Chez le riz, plusieurs auteurs ont confirmé les effets négatifs de l'augmentation de la température nocturne que ce soit en conditions hydroponiques (Kanno and Makino 2010), en chambre de culture (Cheng *et al.* 2009 ; Mohammed and Tarpley, 2009a et b) ou au champ sous abris (Shi *et al.* 2012). Le rendement en grain, conséquence ultime des conditions de croissance, peut être divisé en plusieurs composantes présentées ici dans l'ordre chronologique du développement de la culture : densité de semis ; plantes m<sup>-2</sup> après levée ; talles plante<sup>-1</sup> ; panicules talle<sup>-1</sup> ; épillets panicule<sup>-1</sup> ; taux de fertilité des épillets et poids de mille grains (PMG). Plusieurs études rapportent que le PMG diminue lorsque la température nocturne augmente lors de la phase de remplissage (Kanno and Makino 2010) et lors des phases reproductive et de remplissage (Shi *et al.* 2012) ; ce qui pourrait s'expliquer en partie par la

diminution de la largeur des grains (Counce *et al.* 2005 ; Morita *et al.* 2005). De plus, une augmentation de la stérilité des épillets a été observée sous de fortes augmentations de la température nocturne associée à une absence de DTR ou à une température diurne élevée (Ziska and Manalo, 1996 ; Cheng *et al.* 2009 ; Mohammed and Tarpley, 2009a et b). Ces résultats suggèrent que la phase de remplissage (Welch *et al.* 2010) et la phase reproductive, notamment les jours qui précèdent la floraison durant lesquels la taille des glumes est fixée, sont sensibles à l'augmentation de la température nocturne. D'autres études menées sur le sorgho notamment, mettent en évidence une augmentation de la quantité d'espèces réactives d'oxygènes et une diminution du degré de saturation des phospholipides dans les grains de pollen lorsque la température nocturne est augmentée de 22 à 28°C (Prasad et Djanaguiraman 2011). Ceci pourrait induire un dysfonctionnement des grains de pollen et donc une augmentation de la stérilité des épillets. À l'inverse, Welch *et al.* (2010) montrent que la phase reproductive est plutôt insensible à l'augmentation de la température nocturne, contrairement aux phases végétative et de remplissage.

La diminution des rendements précédemment évoquée, a été majoritairement observée pour une température nocturne atteignant au minimum les 27°C et dépassant d'au moins 5°C les conditions témoin de chacune des études citées. Seule la corrélation négative établie par Peng *et al.* (2004) correspond à une augmentation modérée de la température nocturne (Figure 4). Sous des climats plus tempérés comme au nord de la Chine, l'augmentation de la température nocturne, plus froide que sous les tropiques, pourrait alors avoir un effet positif sur le rendement du riz (Tao *et al.* 2008). Nagarajan *et al.* (2010) suggèrent que la température nocturne minimum optimale serait d'environ 22°C. En deçà et au-delà, le rendement diminue rapidement (Figure 5).

**Figure 5 :** Relation entre le rendement en grains du riz et la température nocturne minimum (d'après Nagarajan *et al.* 2010).



L'augmentation de la température nocturne est probablement impliquée dans l'augmentation de la respiration qui a été observée dans plusieurs études (Mohammed et Tarpley 2009b ; Glaubitz *et al.* 2014) et qui pourrait expliquer partiellement la diminution des rendements. Les échanges gazeux dans leur ensemble (photosynthèse, photorespiration et respiration) ainsi que leurs relations avec le réchauffement climatique sont développés dans les paragraphes 6 et 7.

### **5.3. Relation entre l'augmentation de la température et la concentration en CO<sub>2</sub>**

L'augmentation de la température est souvent associée à une augmentation de la concentration en gaz à effet de serre tel que le CO<sub>2</sub>. Chez le riz, l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air (+200 ppm par rapport à l'ambient) a un effet positif sur la production de biomasse aérienne sous des températures jour/nuit de 27/21°C et 37/29°C (Alberto *et al.* 1996). Les rendements sont plus importants lorsque la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air est augmentée (Krishnan *et al.* 2007). Cependant, sous des températures élevées qui sont supérieures aux seuils critiques (Table 1), l'effet bénéfique de l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air n'induit pas de meilleurs rendements (De Costa *et al.* 2006 ; Krishnan *et al.* 2007). En effet, le nombre d'épillets par unité de biomasse n'est pas impacté par une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub>, alors qu'il diminue lorsque la température augmente (Nakagawa et Horie 2000). Ainsi, une augmentation globale de la température de 3°C provoquerait une diminution du rendement d'environ 12% sous une concentration en CO<sub>2</sub> de l'air de 500 ppm (Krishnan *et al.* 2007). De la même manière, une augmentation de 1°C de la température sous une atmosphère enrichie en CO<sub>2</sub> (+100 ppm) réduit le rendement chez trois des quatre cultivars étudiés par Satapathy *et al.* (2014).

## **6. Photosynthèse : réponse à la température**

L'impact de l'augmentation des températures diurnes et/ou nocturnes chez le riz a été présenté dans le paragraphe 5 où des aspects macroscopiques y ont été développés : fertilité des épillets et établissement du rendement notamment. Nous présenterons ici, les impacts de l'augmentation de la température sur la photosynthèse. Cette dernière fait partie des trois principaux processus impliqués dans les échanges gazeux chez les végétaux avec la respiration et la photorespiration. La photosynthèse et la photorespiration se déroulent exclusivement de jour et nécessitent de l'énergie lumineuse alors que la respiration se déroule de jour comme de nuit et utilise le glucose comme substrat. L'échange des molécules de gaz entre l'air et la plante se fait principalement par les stomates dont l'ouverture peut, sous l'effet d'un stress thermique par exemple, se réduire considérablement, diminuant d'autant les échanges gazeux.

### **6.1. Photosynthèse : généralités**

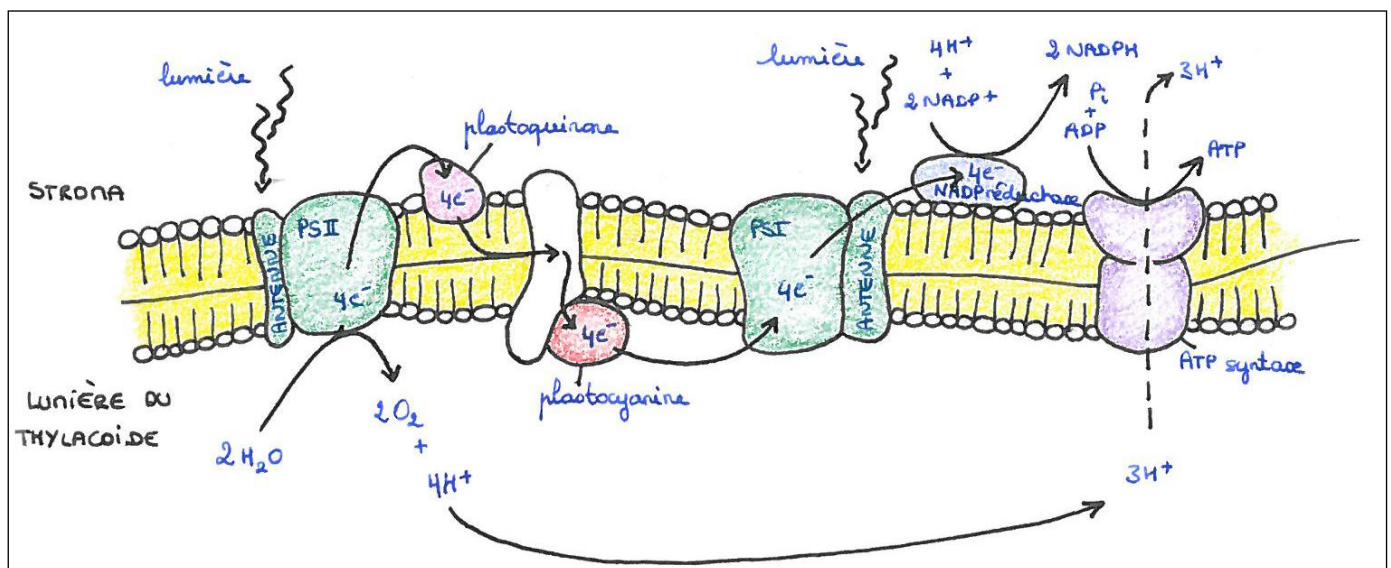
La photosynthèse est le processus rendant autotrophes les plantes qui captent l'énergie lumineuse pour synthétiser de la matière organique à partir du CO<sub>2</sub>. C'est un processus biologique qui se déroule dans les chloroplastes, plus précisément dans la membrane des thylakoïdes, présents principalement dans les feuilles. La photosynthèse est communément divisée en deux phases : la phase « claire » qui nécessite de l'énergie lumineuse et la phase « sombre » qui n'en n'utilise pas.



- Durant la phase claire (Figure 6), l'énergie lumineuse provenant du soleil ou d'une source artificielle, est convertie en énergie chimique via une succession de réactions photochimiques. Les photons sont, en premier lieu, captés par les antennes collectrices des photosystèmes I et II (PSI et PSII), excitant alors des pigments parmi lesquels les chlorophylles a et b. Cet état d'excitation est transmis de proche en proche jusqu'au centre réactionnel des photosystèmes, où les pigments sont oxydés et des électrons expulsés. Ces derniers sont immédiatement pris en charge par une chaîne de transport où se déroule une série de réactions d'oxydoréduction qui aboutit à la formation d'énergie chimique sous forme de NADPH (forme réduite du Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate). Les pigments des centres réactionnels retrouvent leur état initial soit via l'oxydation d'une molécule d'eau (PSII), soit via l'oxydation de la plastocyanine (PSI).

Le bilan de ces réactions photochimiques est une augmentation de la concentration en protons dans le lumen du thylakoïde qui, au travers d'une « pompe à protons », va migrer vers le stroma du chloroplaste et former de l'énergie chimique en plus du NADPH : l'ATP (Adénosine TriPhosphate). Ces deux molécules fourniront l'énergie nécessaire au bon déroulement de la phase sombre de la photosynthèse mais aussi de la photorespiration présente principalement chez les plantes en C3.

*Note : Il est à noter que les chlorophylles a et b absorbent les longueurs d'ondes correspondantes aux couleurs bleue ( $\approx 440$  nm) et rouge ( $\approx 650$  nm). La couleur verte des feuilles est due à la longueur d'onde qui n'est pas absorbée par les pigments chlorophylliens mais réfléchiée et perçue par l'œil.*



**Figure 6** : Représentation simplifiée de la phase claire de la photosynthèse. Dessiné par Bouchardon A.E.

- La phase sombre consiste en la fixation du  $\text{CO}_2$  atmosphérique et sa conversion en composé organique dans le stroma des chloroplastes. Chez les plantes en C3 comme le riz, le cycle de Calvin qui se déroule dans les cellules du mésophylle, peut résumer à lui seul cette phase. L'enzyme Rubisco (Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase) catalyse la réaction lors de laquelle une molécule de  $\text{CO}_2$  et une molécule de ribulose-1,5-bisphosphate

(RuBP) donnent deux molécules de 3-phosphoglycérate (3PGA). Ce composé formé de trois atomes de carbone est à l'origine de l'appellation C3. Il s'ensuit alors plusieurs réactions biochimiques consommatrices d'énergie chimique (ATP et NADPH) qui aboutissent i) à la régénération du RuBP et ii) à la formation d'hexoses qui constituent une source d'énergie pour les plantes.

*Note : Chez les plantes à métabolisme en C4, comme le maïs ou le sorgho, le cycle de Calvin est décalé dans l'espace par rapport au métabolisme en C3. En amont du cycle de Calvin, le CO<sub>2</sub> est fixé dans les cellules du mésophylle sous forme d'oxaloacétate (OAA) composé de quatre molécules de carbone, à l'origine de l'appellation C4. L'avantage du métabolisme en C4 est qu'il permet d'augmenter le ratio CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> au niveau de la Rubisco et ainsi d'améliorer le rendement photosynthétique. Chez les plantes à métabolisme CAM (Crassulacean Acid Metabolism), caractéristique des plantes grasses, l'OAA est aussi le premier composé issu de la fixation du CO<sub>2</sub>. Le cycle de Calvin est séparé dans le temps : la nuit, le CO<sub>2</sub> se diffuse dans les cellules et est converti en OAA puis en malate ; le jour, les stomates sont fermés, le malate est dégradé alimentant ainsi le cycle de Calvin. L'avantage du métabolisme CAM est qu'il permet aux plantes d'économiser la ressource en eau.*

## **6.2. Effet de l'augmentation des températures sur le taux de photosynthèse**

Comme pour bon nombre de processus biologiques, la photosynthèse a une température optimale de fonctionnement qui dépend du génotype étudié, des conditions de croissances et des conditions de mesure. Par définition, en deçà et au-delà de cette température optimale, le taux de photosynthèse diminue (Way et Yamori 2014). Chez certaines variétés de riz, le taux de photosynthèse diminue au-delà de 34 à 35°C (Vu *et al.* 1997 ; Gesch *et al.* 2003). Chez d'autres, la photosynthèse est inhibée par une augmentation d'environ 5°C de la température jour/nuit ambiante (environ 29/22°C) (Prasad *et al.* 2006).

L'effet rétroactif de l'augmentation de la température nocturne sur la photosynthèse est, quant à lui, plus controversé. Une augmentation de la photosynthèse lorsque la température nocturne augmente de 22 à 27°C a été rapporté chez le riz (Kanno *et al.* 2009 ; Kanno et Makino 2010) et le peuplier (Turnbull *et al.* 2002). Mais elle n'a pas été mise en évidence dans d'autres études chez le riz (Mohammed et Tarpley 2010) ou la laitue, la tomate et le soja (Frantz *et al.* 2004). Une diminution du taux de photosynthèse a même été observée chez le sorgho, suite à une augmentation de la température nocturne de 22 à 28°C (Prasad et Djanaguiraman 2011).

*Note : Le taux de photosynthèse nette affecte directement la quantité de réserves carbonées des plantes. L'amidon, composé de deux homopolymères de glucose, est la principale source de carbone stockable par la plante. Chez le riz et le blé, la teneur en amidon des grains diminue lorsque la température est trop élevée ou trop faible (Umamoto *et al.* 1995 ; Jiang *et al.* 2003 ; Inukai *et al.* 2010 ; Liu *et al.* 2011). De la même manière, l'accumulation d'amidon et de saccharose, dans les feuilles (limbe et gaine foliaire) et dans les tiges, est plus faible lorsque la température nocturne augmente (Kanno *et al.* 2009 ; Kanno et Makino 2010). Directement en lien avec les processus*

*d'échanges gazeux, la teneur en carbohydrates non structuraux des plantes étudiées dans ce travail sera analysée et présentée dans le chapitre 2.*

Les températures affectent le taux de photosynthèse selon différentes voies (liste non exhaustive) :

- Via l'ouverture stomatique : chez le riz par exemple, une augmentation de la température, en conditions contrôlées, de 20 à 35°C stimule l'ouverture des stomates (Evans et Loreto 2000). Cependant, une augmentation en conditions naturelles est souvent associée à une augmentation du VPD (Vapor Pressure Deficit) qui réduit drastiquement la conductance stomatique.

*Note : L'ouverture stomatique est aussi affectée par d'autres facteurs environnementaux :*

- *L'intensité lumineuse stimule l'ouverture des stomates (Evans et Loreto 2000) dans laquelle la qualité de la lumière a un rôle primordial : le bleu stimule plus l'ouverture des stomates que le rouge (Assmann 1988 ; Koning 1994).*
- *L'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air diminue l'ouverture stomatique (Evans et Loreto 2000).*

*À la conductance stomatique s'ajoute la conductance mésophyllienne qui est relative au trajet du CO<sub>2</sub> depuis les espaces intercellulaires jusqu'aux sites de carboxylation à l'intérieur des cellules. Cette conductance limite fortement le taux de photosynthèse et diffère selon les génotypes, au sein d'une même espèce (Flexas et al. 2007 ; Barbour et al. 2010).*

- Via la membrane des thylakoïdes : au travers de la détérioration des PSII, dont le rendement photosynthétique diminue fortement sous températures élevées. La désorganisation de ces photosystèmes entraîne alors une augmentation de la fluidité des membranes qui deviennent perméables aux ions réduisant alors l'activité photosynthétique (Cornic 2007).

- Via l'activité de la Rubisco : au-delà d'environ 15°C, la spécificité de la Rubisco pour le CO<sub>2</sub> diminue avec la température réduisant ainsi la vitesse de carboxylation maximale de la Rubisco qui devient limitante pour la photosynthèse (Jordan et Ogren 1984 ; Brooks et Farquhar 1985 ; von Caemmerer et Quick 2000 ; Turnbull *et al.* 2002).

*Note : Le taux de transport des électrons à lumière saturante et le taux d'utilisation des triose-phosphates, tous deux impliqués dans la régénération du RuBP, diminuent aussi lorsque les températures augmentent (Turnbull et al. 2002).*

## **7. Respiration et température : rôle dans la balance carbonée**

Le paragraphe précédent concerne exclusivement la photosynthèse nette, c'est-à-dire la quantité de CO<sub>2</sub> réellement fixée par la plante qui peut être aussi affectée par la photorespiration et/ou la respiration.

### **7.1. Respiration et photorespiration : généralités**

La photorespiration est un processus diurne qui ne se distingue de la photosynthèse qu'au moment de la phase sombre. Elle est directement issue de la double fonction de l'enzyme Rubisco qui peut, par sa fonction carboxylase, intégrer une molécule de CO<sub>2</sub> et produire du glucose (photosynthèse) ou, par sa fonction oxygénase, intégrer une molécule d'O<sub>2</sub> et contribuer à l'émission de CO<sub>2</sub> (photorespiration). La respiration ou respiration mitochondriale, à la différence de la photosynthèse et de la photorespiration, se déroule de nuit comme de jour dans les mitochondries.

- La photorespiration est le résultat d'une succession de réactions biochimiques globalement consommatrices d'énergie qui induisent une consommation d'ATP et une perte nette de carbone par émission de CO<sub>2</sub> (Douce et Heldt 2000 ; Peterhansel et Maurino 2011). Le taux de photorespiration est fortement dépendant du ratio [CO<sub>2</sub>]/[O<sub>2</sub>] ; c'est pourquoi il est largement amoindrie chez les plantes en C<sub>4</sub>. La photorespiration aurait cependant un rôle important dans la prévention de l'accumulation des espèces réactives d'oxygène, due à un surplus d'énergie lumineuse, par exemple (Douce et Heldt 2000).

- La respiration, à l'inverse de la photorespiration, ne nécessite pas d'énergie lumineuse même si, de jour, certains composés issus de la photosynthèse et de la photorespiration peuvent servir de substrat à la respiration (Atkin *et al.* 2000). Comme pour la photorespiration, elle aboutit à une perte nette de CO<sub>2</sub> qui représente, à l'échelle de la plante entière, 40 à 60% des produits de la photosynthèse (Tcherkez et Ribas-Carbo 2012). À l'échelle de la feuille les pertes en carbone dues à la respiration sont estimées à 20% (Tcherkez et Ribas-Carbo 2012). Pour autant, la respiration est primordiale car elle permet la production d'énergie chimique (ATP) et a un rôle essentiel dans la synthèse de composés azotés (Rubisco et chlorophylle, par exemple), qui sont les principaux composants de la photosynthèse (Tcherkez et Ribas-Carbo 2012).

La respiration peut se décomposer en deux parties : le cycle de Krebs se déroulant dans la matrice des mitochondries et la chaîne respiratoire, composée de deux voies, se situant dans la membrane interne des mitochondries.

- Le cycle de Krebs est une succession de réactions biochimiques qui consiste en la création, par réduction, d'énergie chimique sous forme d'ATP, de NADH et de FADH<sub>2</sub>. Ces composés énergétiques sont ensuite ré-oxydés par la chaîne respiratoire. Plusieurs molécules de CO<sub>2</sub> sont aussi produites lors des diverses réactions qui composent le cycle de Krebs traduisant une perte nette de carbone dans la plante.

- La voie principale de la chaîne respiratoire permet la ré-oxydation de certaines coenzymes, notamment le NADH. Ceci s'accompagne de l'émission d'électrons et aboutit à la réduction de l'ubiquinone dont les électrons alors expulsés sont pris en charge par les complexes III et IV (Atkin *et al.* 2000). Cette voie de la chaîne respiratoire forme de l'eau par consommation d'oxygène et crée un gradient de protons entre la matrice et l'espace inter-membranaire de la mitochondrie, responsable de la création d'énergie chimique (ATP) (Atkin *et al.* 2000). La seconde voie de la chaîne respiratoire utilise l'oxydase alternative (AOX) qui permet de transférer des électrons de l'ubiquinone à l'oxygène pour former de l'eau, tout comme le fait le complexe IV. L'AOX est une voie alternative qui contourne deux sites d'expulsion de protons (complexe III et IV) et qui, par conséquent, participe peu à la production d'ATP (Atkin *et al.* 2000). Cette voie biochimique aurait plutôt un rôle dans l'évacuation d'un éventuel surplus énergétique et dans la réduction des espèces réactives d'oxygène.

*Note : Dans la littérature, aucune dénomination claire n'est apportée pour distinguer la respiration diurne de la respiration nocturne qui sont biochimiquement et physiologiquement identiques. La différence tient aux interactions avec les processus diurnes qui ne se retrouvent pas la nuit. La difficulté d'identifier clairement ces deux périodes de respiration réside dans l'utilisation de l'acronyme Rd pour « dark respiration ». Rd est tantôt utilisé pour identifier une respiration nocturne et tantôt utilisé pour une respiration diurne (day respiration). De plus, mesurer la respiration nocturne le jour, c'est-à-dire mettre les plantes dans le noir pour en mesurer la respiration est aussi appelé « dark respiration ». Dans ce travail de thèse, pour éviter toute confusion, nous identifierons la respiration nocturne mesurée la nuit par «  $R_{night}$  » (« Rn » dans les articles publiés) et la respiration diurne estimée de jour par «  $R_{day}$  ».*

## 7.2. Mesures et quantification du taux de respiration

La respiration de nuit ( $R_{night}$ ) est par principe beaucoup plus simple à mesurer que celle du jour ( $R_{day}$ ). En effet, la majorité des échanges gazeux qui se font durant la nuit sont issus du processus de respiration. Bien qu'il faille respecter quelques éléments clefs, la maîtrise d'un analyseur d'échange gazeux est normalement suffisante pour réaliser de bonnes mesures. À l'inverse, mesurer la  $R_{day}$  d'organes chlorophylliens est un vrai challenge car les processus de photosynthèse et de photorespiration s'y déroulent en même temps et mettent tous deux en jeu le  $CO_2$  et l' $O_2$ .

### 7.2.1. Mesure de la respiration nocturne

Le point crucial, pour réaliser de bonnes mesures de  $R_{night}$ , est d'attendre l'acclimatation de la plante à l'absence de lumière, au minimum 20 à 30 minutes avant le début des mesures (Ribas-Carbo *et al.* 2010). En effet, durant les premières minutes dans le noir il a été observé une augmentation de la respiration due à deux phénomènes appelés PIB (Post-Illumination Burst) et LEDR (Light-Enhanced-Dark-Respiration).

- Le PIB intervient dans les premières secondes de la transition jour/nuit (15 à 20s) et correspondrait à la décarboxylation de la glycine par le processus de photorespiration. Même si l'activité de la photorespiration, dépendante de la lumière, décroît très rapidement en absence de lumière, la phase sombre du processus se poursuit quelques secondes durant, durée qui correspond probablement au temps nécessaire aux produits de la photorespiration pour rejoindre les mitochondries (Atkin *et al.* 2000). Atkin *et al.* (1998) montrent que le pic de respiration durant ces toutes premières secondes n'est pas présent lorsque la teneur en  $O_2$  de l'air est faible (2%  $O_2$ ), c'est-à-dire lorsque la photorespiration est peu présente confortant ainsi le lien entre ce processus et le phénomène PIB.

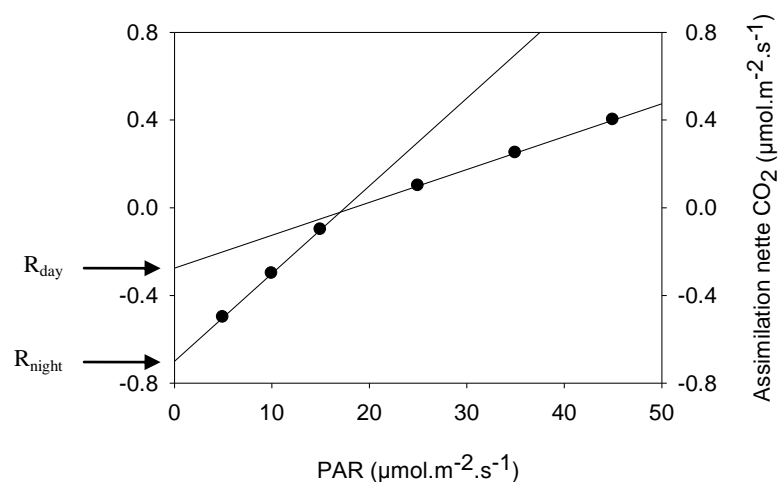
- L'augmentation de la  $R_{night}$  par la lumière (LEDR) aurait un lien avec la photosynthèse notamment par l'intermédiaire du pyruvate et du malate (Atkin *et al.* 2000). Au début de la période sans lumière, la quantité de malate dans les cellules des feuilles est élevée et son oxydation pourrait être responsable du phénomène LEDR, dont les effets se prolongent au moins durant six minutes après la transition jour/nuit (Atkin *et al.* 1998 ; Hill et Bryce 1992).

### 7.2.2. Mesure de la respiration diurne

Les techniques les plus utilisées pour déterminer la  $R_{day}$  sont la méthode de Kok et la méthode de Laisk car elles ne nécessitent que la maîtrise d'un analyseur d'échanges gazeux.

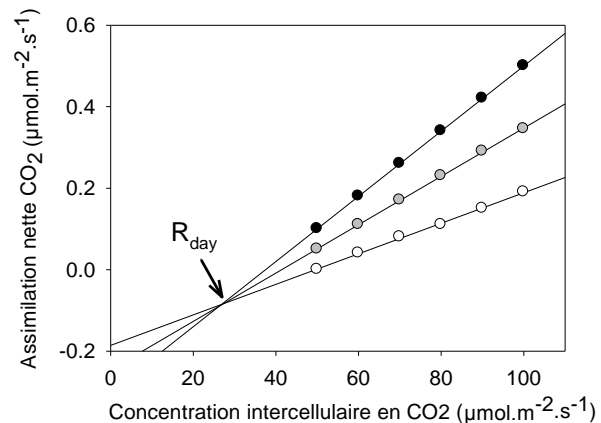
- La méthode Kok publiée en 1948, est basée sur le principe de l'inhibition de la respiration par la lumière. En mesurant l'assimilation nette de  $CO_2$  sous de faibles intensités lumineuses, Kok (1948) a mis en évidence une relation entre ces deux composantes (assimilation et intensité lumineuse). Il les divise en deux relations linéaires, l'une ayant une pente plus forte que l'autre (Figure 7). Par extrapolation des ces pentes jusqu'à l'axe d'origine, c'est-à-dire lorsque l'intensité lumineuse est nulle, il détermine la  $R_{day}$  et la  $R_{night}$  (Figure 7). La rupture de pente est appelée « effet Kok ».

**Figure 7 :** Représentation théorique de la détermination de la  $R_{day}$  et de la  $R_{night}$  par la méthode Kok (1948). Les données présentées ici sont fictives.



- La méthode de Laisk (1977) part du principe que la diminution de l'intensité lumineuse réduit les taux de photosynthèse et de photorespiration sans affecter la respiration. Elle vise à mesurer la courbe de réponse de l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> en fonction de la concentration intercellulaire en CO<sub>2</sub>. Cette courbe de réponse est réalisée sous différentes intensités lumineuses supposant que la photosynthèse et la photorespiration décroissent proportionnellement à la diminution de l'intensité lumineuse. Les différentes courbes de réponse convergent en un seul point qui représente entre autres, la R<sub>day</sub> (Figure 8).

**Figure 8 :** Représentation théorique de la détermination de la R<sub>day</sub> par la méthode Laisk (1977). Les données présentées ici sont fictives. Par ordre croissant, les intensités lumineuses utilisées pour réaliser les courbes de réponse sont identifiées par des cercles : blancs, gris et noirs.



- Une nouvelle méthode pour déterminer la R<sub>day</sub> a été mise au point plus récemment et comparée aux méthodes de Kok et Laisk sur plusieurs espèces : blé, riz, pomme de terre, tomate, rose et maïs. (Yin *et al.* 2009 ; Yin *et al.* 2011). Cette méthode, appelée CF pour Chlorophyll Fluorescence, combine des mesures d'échanges gazeux avec des mesures de fluorescences de la chlorophylle qui permettent de corriger les approximations des anciennes méthodes.

- D'autres auteurs utilisent les isotopes <sup>13</sup>C et <sup>14</sup>C (Cornic 1973) ou une composition de l'air sans O<sub>2</sub> (Loreto *et al.* 2001) pour quantifier la respiration de jour.

*Note : Alors que la demande cellulaire en énergie, est plus importante de jour que de nuit et que les sources de substrats sont plus diversifiées en présence de lumière, la R<sub>night</sub> est, dans de nombreuses études, plus importante que la R<sub>day</sub>, suggérant une inhibition de la R<sub>day</sub> par la lumière (Brooks et Farquhar 1985 ; Pärnik et Keeerberg 1995 ; Villar et al. 1994 ; Villar et al. 1995).*

### 7.3. Réponse du taux de respiration à la température

La respiration qu'elle soit de jour ou de nuit, est comme bon nombre de processus biochimiques, sensible aux conditions environnementales. Depuis de très nombreuses années, il est avéré que les températures ont un effet non négligeable sur le taux de respiration. Par exemple, une augmentation progressive de la température de 5°C jusqu'à 25°C induit une augmentation de la respiration racinaire, cotylédonaire et foliaire chez des jeunes plants de coton (Stewart et Guinn 1964).

Les traitements thermiques à court terme ont un impact direct sur le taux de respiration chez les plantes. Dans la majorité des cas, la température est modifiée quelques minutes avant la mesure de la respiration. Ainsi, chez le blé, la respiration à l'échelle de la plante est plus faible lorsque la mesure est réalisée à 5°C en-dessous de la température de croissance et plus élevée lorsqu'elle est réalisée à 5°C au-dessus de la température de croissance (Gifford 1995). L'étude de l'évolution de la respiration en réponse à une modification à court terme de la température amène souvent les auteurs à étudier des courbes de réponses de la respiration à la température dont le paramètre marquant est le  $Q_{10}$ . Le  $Q_{10}$  caractérise une relation exponentielle de la réponse de la respiration à une augmentation de 10°C de la température. Ainsi, pour un  $Q_{10}$  égal à deux, le taux de respiration doublerait pour chaque augmentation de 10°C de la température (Atkin et Tjoelker 2003). L'augmentation instantanée de la respiration suite à une augmentation de la température a été observée sur différentes espèces végétales comme, par exemple, *Heteromeles arbutifolia* et *Lepechinia fragans* (Villar *et al.* 1995), le peuplier (Hüve *et al.* 2012), le bouleau et la linaigrette (Heskel *et al.* 2013), *Stipa krylovii* (Chi *et al.* 2013) et *Eucalyptus pauciflora* (O'Sullivan *et al.* 2013).

A plus long terme, l'augmentation de la température de croissance induit aussi une augmentation de la respiration chez le riz (Cheng *et al.* 2009 ; Kanno *et al.* 2009 ; Kanno et Makino 2010 ; Mohammed et Tarpley 2010 ; Glaubitz *et al.* 2014), le soja (Frantz *et al.* 2004 ; Bunce *et al.* 2005), la tomate et la laitue (Frantz *et al.* 2004). Cependant, cette évolution de la respiration suite à une augmentation de la température sur le long terme est moins marquée que lors de bref changements de températures. Ainsi, le  $Q_{10}$  serait inférieur à 2 (Amthor 2000 ; Atkin et Tjoelker 2003 ; van Iersel 2006).

*Note : Dans le contexte des changements climatiques, l'augmentation de la température est souvent associée à une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air. L'effet du CO<sub>2</sub> sur la respiration est plus controversé que celui de la température. Amthor *et al.* (1992) montrent qu'une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de 350 à 650 ppm diminue le taux de respiration comme le rapporte l'étude de Reuveni et Bugbee (1997) et de Gifford (1995). Cependant, lorsque les fuites de gaz, due à la différence de concentration en CO<sub>2</sub> entre l'air et la cuvette de mesure, sont maîtrisées, une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> jusqu'à 4200 ppm, n'inhibe pas le taux de respiration chez le haricot et le peuplier (Jahnke 2001 ; Jahnke et Krewitt 2002).*

#### **7.4. Respiration et modélisation : prise en compte de la température**

La respiration, comme bon nombre de processus physiologiques, est prise en compte dans la modélisation de la croissance des plantes ce qui permet de simuler plus précisément son rôle dans la balance carbonée. Cependant, l'impact des changements climatiques et notamment de l'augmentation de la température sur la respiration, est méconnu.



#### **7.4.1. Respirations de maintenance/croissance et $Q_{10}$ : généralités sur deux paradigmes**

L'étude de la respiration est conduite, depuis des décennies, autour de deux paradigmes.

- Le premier est que la respiration se décompose en deux fonctions : la maintenance ( $R_m$ ) et la croissance ( $R_g$ ). Chez les plantes, les notions de  $R_m$  et de  $R_g$  ont principalement été mises en avant dans les années 70 (McCree 1970 ; Thornley 1970). La  $R_m$  correspond à la respiration nécessaire au maintien des structures cellulaires et des gradients intracellulaires ioniques et métaboliques, en réponse aux conditions environnementales de croissances (Penning de Vries 1975). Plus simplement, elle correspond au maintien de la biomasse existante. Ceci vient en opposition avec la  $R_g$  qui n'inclut que les processus directement impliqués dans la création de biomasse. La différenciation théorique de ces deux composantes est acceptable mais en pratique il en est tout autre. En effet, le classement des processus impliqués soit dans la  $R_m$ , soit dans la  $R_g$  sans plus de nuances que cela, n'est pas très réaliste du fonctionnement de la plante. Par exemple, l'absorption des ions et le chargement du phloème seraient deux processus impliqués à la fois dans la  $R_m$  et la  $R_g$  (Cannell et Thornley 2000). Mesurer, seule, l'une des composantes relève alors du défi que, jusqu'à présent, personne n'a réussi à relever. Penning de Vries (1975) tenta d'estimer la  $R_m$  en se basant sur le coût énergétique global des processus qui y sont impliqués. Il s'exposa alors à des difficultés notamment à cause de la méconnaissance de l'ensemble des processus de maintenance, de leurs coûts et de leurs interactions éventuelles avec les processus de croissance. Outre le calcul du coût énergétique, des mesures de  $R_m$  ont été réalisées à plusieurs reprises mais se confrontent toutes au problème de la définition de la  $R_m$  et de l'impossibilité de mettre une plante en situation de 0% de croissance et 100% de maintenance et *vice versa*. Pour atteindre cet état, il a été proposé par Penning de Vries (1972) et McCree (1974) de mettre des plantes dans le noir jusqu'à ce que la croissance soit nulle et ainsi mesurer les échanges gazeux. Cependant, dans ces conditions, les processus physiologiques sont affectés anormalement et la croissance peut se maintenir conduisant à des échanges gazeux ne reflétant pas réellement la  $R_m$  (Amthor 2000). Une autre méthode vise à étudier un organe mature et considérer qu'à l'échelle de cet organe, les échanges gazeux correspondent à la  $R_m$  car il n'y a pas de création de biomasse. La principale limite à cela, est que la respiration est impliquée dans le transport d'éléments qui sont utilisés dans d'autres organes, et dans le processus de sénescence (Amthor 2000).

*Note : À ce paradigme s'ajoute une composante plus rarement évoquée : la respiration de gaspillage (Amthor 2000). Cette composante tient son existence au fait que certaines réactions biochimiques comme l'activité de l'alternative oxydase ne participent pas de manière évidente à la croissance ou à la maintenance. Cette composante de la respiration pourrait être, selon les cas, associée à la  $R_m$  et à la  $R_g$  (Thornley 1971).*

- Le second est qu'une augmentation de 10°C de la température doublerait le taux de  $R_{\text{night}}$  et de  $R_m$  ( $Q_{10} = 2$ ). Cette hypothèse, utilisée dans les modèles de culture, est mise à mal car plusieurs paramètres, comme la température de croissance ou la gamme de températures étudiées, peuvent l'affecter (Amthor 2000 ; Atkin et Tjoelker 2003).

#### **7.4.2. *Respiration de maintenance et température***

Alors que la  $R_g$  serait principalement liée à la disponibilité en carbohydrates, la  $R_m$  serait, entre autres, directement liée à la température qui augmente le taux de renouvellement des protéines et les flux actifs d'ions (Penning de Vries 1975). Certains modèles de cultures utilisent la valeur référence  $Q_{10} = 2$  pour caractériser la réponse de  $R_m$  à l'augmentation de la température (Penning de Vries *et al.* 1989 ; Bouman 2001). Cependant, la valeur de  $Q_{10}$  suite à des changements de températures sur le long terme n'est pas connue, mais serait certainement plus faible, comme le suggèrent Amthor (2000) et les résultats de van Iersel (2006). Dans un contexte où l'augmentation des températures moyennes est avérée, l'étude de leurs effets à long terme prend tout son sens et permettra de mieux caractériser la réponse des plantes face aux nouvelles conditions de croissances.

# Objectifs de la thèse et présentation des chapitres

---

Les divers scénarios climatiques prédisent une augmentation des températures diurnes et nocturnes pour les années à venir, à laquelle la production agricole dans son ensemble devra faire face. D'ici à 2050, la température nocturne augmentera d'un peu plus de 1°C dans le Sud-Est de l'Asie, avec localement des augmentations de l'ordre de 3°C (Chotamonsak *et al.* 2011). Ces augmentations de la température nocturne seront sensiblement plus rapides que celles de la température diurne (Chotamonsak *et al.* 2011) et pourraient être impliquées dans la réduction des rendements chez le riz (Peng *et al.* 2004 ; Sheehy *et al.* 2006 ; Welch *et al.* 2010). Les phases de développement sensibles à l'augmentation de la température nocturne n'ayant pas été formellement identifiées, le choix a été fait, dans ce travail, de mettre en place l'augmentation de la température nocturne sur l'ensemble du cycle de la plante. À minima, lorsque les aspects techniques étaient limitants, l'augmentation de la température nocturne a été réalisée de l'initiation paniculaire jusqu'à maturité. Le choix d'une augmentation modérée, de 2 à 5°C selon les expérimentations, correspond aux prévisions évoquées par les différents scénarios climatiques. Ce travail a été axé sur différentes questions de recherches :

- L'augmentation modérée de la température nocturne a-t-elle un impact sur la production de biomasse et l'élaboration du rendement ? (Chapitre 1)
- Dans quelle mesure la respiration nocturne, processus clef des échanges gazeux, est-elle affectée par la température nocturne et peut-elle être associée à la production de biomasse et au rendement ? (Chapitre 1)
- Comment évolue la respiration nocturne en réponse à une augmentation de la température nocturne instantanée (sans acclimatation) ou sur le long terme (acclimatation) ? (Chapitre 2)
- Quelles sont les interactions entre la respiration nocturne, température nocturne et rayonnement durant le jour qui précède les mesures nocturnes ? (Chapitre 2)
- Comment évolue la respiration de maintenance suite à une augmentation de la température nocturne sur le long terme ? (Chapitre 2)
- Quelle est la sensibilité de la modélisation de la respiration de maintenance et de la production de biomasse à la valeur  $Q_{10}$  ? (Chapitre 3)

Avant de présenter le contenu de ce travail, un complément d'information concernant le matériel végétal utilisé, les mesures d'échanges gazeux à l'échelle de la feuille et de la plante, le principe de fonctionnement d'un analyseur de gaz et le dispositif de contrôle de la température nocturne au champ est présenté.

Dans le premier chapitre, l'effet d'une augmentation modérée de la température nocturne sur la respiration est analysée au champ et en serre, sur des cultivars d'écotypes indica, aus, sadri/basmati et japonica. La réponse des échanges gazeux à cette augmentation de température et sa mise en relation avec la production de grains et de biomasse y sont présentés. La production de grains, de biomasse aérienne et le nombre d'épillets sont confrontés à ceux publiés dans la littérature, notamment ceux de Peng *et al.* (2004).

Le deuxième chapitre est focalisé sur le processus de respiration nocturne en relation avec son environnement. L'effet de l'intensité du rayonnement du jour sur la respiration nocturne de la nuit suivante, y est présenté. Les relations avec l'augmentation de la température nocturne, la teneur en sucres solubles et en amidon y sont aussi analysées. À partir de ces données, des estimations du coût en biomasse de la respiration de base qui pourrait être assimilée à de la respiration de maintenance, et sa réponse à l'augmentation des températures y sont présentées.

Le troisième chapitre présente une analyse de sensibilité de la production de biomasse et de la respiration de maintenance à l'augmentation de la température selon la valeur  $Q_{10}$  utilisée.

A l'issue de ces trois chapitres, une discussion générale est présentée, précédée d'une brève synthèse et suivie des perspectives liées à ce travail.

## Références

- Alberto A, Ziska L, Cervancia C, Manalo P.** 1996. The Influence of Increasing Carbon Dioxide and Temperature on Competitive Interactions Between a C<sub>3</sub> Crop, Rice (*Oryza sativa*) and a C<sub>4</sub> Weed (*Echinochloa glabrescens*). *Functional Plant Biology* **23**, 795-802.
- Amthor JS.** 2000. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany* **86**, 1-20.
- Amthor JS, Koch GW, Bloom AJ.** 1992. CO<sub>2</sub> Inhibits Respiration in Leaves of *Rumex-Crispus* L. *Plant physiology* **98**, 757-760.
- Assmann SM.** 1988. Enhancement of the Stomatal Response to Blue Light by Red Light, Reduced Intercellular Concentrations of CO<sub>2</sub>, and low Vapor Pressure Differences. *Plant physiology* **87**, 226-231.
- Atkin OK, Evans JR, Ball MC, Lambers H, Pons TL.** 2000. Leaf Respiration of Snow Gum in the Light and Dark. Interactions between Temperature and Irradiance. *Plant physiology* **122**, 915-923.
- Atkin OK, Evans JR, Siebke K.** 1998. Relationship between the inhibition of leaf respiration by light and enhancement of leaf dark respiration following light treatment. *Functional Plant Biology* **25**, 437-443.
- Atkin OK, Tjoelker MG.** 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* **8**, 343-351.
- Barbour MM, Warren CR, Farquhar GD, Forrester GUY, Brown H.** 2010. Variability in mesophyll conductance between barley genotypes, and effects on transpiration efficiency and carbon isotope discrimination. *Plant, Cell & Environment* **33**, 1176-1185.
- Berger A.** 1989. Le climat de la terre : un passé pour quel avenir ? *De Boeck Université*, 483.
- Bouman BAM, Kropff MJ, Tuong TP, Wopereis MCS, Ten Berge HFM, Van Laar HH.** 2001. ORYZA2000: modeling lowland rice. *International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, and Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands*.
- Brooks A, Farquhar GD.** 1985. Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* **165**, 397-406.
- Bunce JA.** 2005. Response of respiration of soybean leaves grown at ambient and elevated carbon dioxide concentrations to day-to-day variation in light and temperature under field conditions. *Annals of Botany* **95**, 1059-1066.
- Cannell MGR, Thornley JHM.** 2000. Modelling the components of plant respiration: Some guiding principles. *Annals of Botany* **85**, 45-54.
- Censier C, Lang J, MBongo BH, Latou A.** 1992. Mise en évidence d'une formation glaciaire paléozoïque dans l'Est de la République Centrafricaine : la formation glaciaire de la Kombélé. *Académie des Sciences de Paris* **2**, 711-715.
- Cheng W, Sakai H, Yagi K, Hasegawa T.** 2009. Interactions of elevated [CO<sub>2</sub>] and night temperature on rice growth and yield. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**, 51-58.
- Chi YG, Xu M, Shen RC, Wan SQ.** 2013. Acclimation of leaf dark respiration to nocturnal and diurnal warming in a semiarid temperate steppe. *Functional Plant Biology* **40**, 1159-1167.

- Chotamonsak C, Salathe EP, Jr., Kresuwan J, Chantara S, Siriwitayakorn K.** 2011. Projected climate change over Southeast Asia simulated using a WRF regional climate model. *Atmospheric Science Letters* **12**, 213-219.
- Coast O, Ellis RH, Murdoch AJ, Quiñones C, Jagadish KSV.** 2014. High night temperature induces contrasting responses for spikelet fertility, spikelet tissue temperature, flowering characteristics and grain quality in rice. *Functional Plant Biology* Published online: 4 September 2014, <http://dx.doi.org/10.1071/FP14104>.
- Cornic G.** 1973. Etude de l'inhibition de la respiration par la lumière chez la moutarde blanche *Sinapis alba* L. *Physiologie végétale* **11**, 663-679.
- Cornic G.** 2007. Effet de la température sur la photosynthèse.
- Counce PA, Bryant RJ, Bergman CJ, Bautista RC, Wang YJ, Siebenmorgen TJ, Moldenhauer KAK, Meullenet JFC.** 2005. Rice milling quality, grain dimensions, and starch branching as affected by high night temperatures. *Cereal Chemistry* **82**, 645-648.
- De Costa W, Weerakoon WMW, Herath H, Amaratunga KSP, Abeywardena RMI.** 2006. Physiology of yield determination of rice under elevated carbon dioxide at high temperatures in a subhumid tropical climate. *Field Crops Research* **96**, 336-347.
- Douce R, Heldt H-W.** 2000. Photorespiration. In: Leegood RC, Sharkey TD, Von Caemmerer S, eds. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*, Vol. 9: Kluwer Academic Publishers, 115-136.
- Easterling DR, Horton B, Jones PD, Peterson TC, Karl TR, Parker DE, Salinger MJ, Razuvayev V, Plummer N, Jamason P, Folland CK.** 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* **277**, 364-367.
- Endo M, Tsuchiya T, Hamada K, Kawamura S, Yano K, Ohshima M, Higashitani A, Watanabe M, Kawagishi-Kobayashi M.** 2009. High Temperatures Cause Male Sterility in Rice Plants with Transcriptional Alterations During Pollen Development. *Plant and Cell Physiology* **50**, 1911-1922.
- Evans JR, Loreto F.** 2000. Acquisition and Diffusion of CO<sub>2</sub> in Higher Plant Leaves. In: Leegood RC, Sharkey TD, Von Caemmerer S, eds. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*, Vol. 9: Kluwer Academic Publishers, 321-351.
- FAOSTAT.** 2014. <http://faostat.fao.org/>.
- Flexas J, Diaz-Espejo A, Galmés J, Kaldenhoff R, Medrano H, Ribas-Carbo M.** 2007. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO<sub>2</sub> concentration around leaves. *Plant, Cell & Environment* **30**, 1284-1298.
- Frantz JM, Cometti NN, Bugbee B.** 2004. Night temperature has a minimal effect on respiration and growth in rapidly growing plants. *Annals of Botany* **94**, 155-166.
- Garris AJ, Tai TH, Coburn J, Kresovich S, McCouch S.** 2005. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics* **169**, 1631-1638.
- Gesch RW, Kang IH, Gallo-Meagher M, Vu JCV, Boote KJ, Allen LH, Bowes G.** 2003. Rubisco expression in rice leaves is related to genotypic variation of photosynthesis under elevated growth CO<sub>2</sub> and temperature. *Plant Cell and Environment* **26**, 1941-1950.
- Gifford RM.** 1995. Whole plant respiration and photosynthesis of wheat under increased CO<sub>2</sub> concentration and temperature: Long-term vs short-term distinctions for modelling. *Global Change Biology* **1**, 385-396.

- Glaszmann JC.** 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor Appl Genet* **74**, 21-30.
- Glaszmann JC, Grivet L, Courtois B, Noyer JL, Luce C, Jacquot M, Albar L, Ghesquière A, Second G.** 2003. Asian rice.
- Glaubitz U, Li X, Koehl KI, van Dongen JT, Hinch DK, Zuther E.** 2014. Differential physiological responses of different rice (*Oryza sativa*) cultivars to elevated night temperature during vegetative growth. *Functional Plant Biology* **41**, 437-448.
- Godwin DC, Meyer WS, Singh U.** 1994. Simulation of the effect of chilling injury and nitrogen supply on floret fertility and yield in rice. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **34**, 921-926.
- Heskel MA, Bitterman D, Atkin OK, Turnbull MH, Griffin KL.** 2013. Seasonality of foliar respiration in two dominant plant species from the Arctic tundra: response to long-term warming and short-term temperature variability. *Functional Plant Biology* **41**, 287-300.
- Hill S, Bryce J.** 1992. Malate metabolism and light-enhanced dark respiration in barley mesophyll protoplasts. In: Lambers H and van der Plas LHW (eds) Molecular, biochemical and Physiological Aspects of Plant Respiration. *SPB Academic Publishing, The Hague*, 221-230.
- Hoshikawa K.** 1989. The Growing Rice Plant: An Anatomical Monograph. *Nobunkyo*.
- Hüve K, Bichele I, Ivanova H, Keerberg O, Paernik T, Rasulov B, Tobias M, Niinemets U.** 2012. Temperature responses of dark respiration in relation to leaf sugar concentration. *Physiologia Plantarum* **144**, 320-334.
- Imin N, Kerim T, Weinman JJ, Rolfe BG.** 2005. Low temperature treatment at the young microspore stage induces protein changes in rice anthers. *Molecular & Cellular Proteomics* **5**, 274-292.
- Inukai T, Hirayama Y.** 2010. Comparison of Starch Levels Reduced by High Temperature During Ripening in Japonica Rice Lines Near-Isogenic for the Wx Locus. *Journal of Agronomy and Crop Science* **196**, 296-301.
- IPCC.** 2013. Climate change 1013: The Physical Science Basis.
- Jagadish SVK, Craufurd PQ, Wheeler TR.** 2008. Phenotyping parents of mapping populations of rice for heat tolerance during anthesis. *Crop Science* **48**, 1140-1146.
- Jagadish SVK, Muthurajan R, Oane R, Wheeler TR, Heuer S, Bennett J, Craufurd PQ.** 2010. Physiological and proteomic approaches to address heat tolerance during anthesis in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany* **61**, 143-156.
- Jahnke S.** 2001. Atmospheric CO<sub>2</sub> concentration does not directly affect leaf respiration in bean or poplar. *Plant Cell and Environment* **24**, 1139-1151.
- Jahnke S, Krewitt M.** 2002. Atmospheric CO<sub>2</sub> concentration may directly affect leaf respiration measurement in tobacco, but not respiration itself. *Plant Cell and Environment* **25**, 641-651.
- Jiang HW, Dian WM, Wu P.** 2003. Effect of high temperature on fine structure of amylopectin in rice endosperm by reducing the activity of the starch branching enzyme. *Phytochemistry* **63**, 53-59.
- Jordan D, Ogren W.** 1984. The CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta* **161**, 308-313.

- Kanno K, Mae T, Makino A.** 2009. High night temperature stimulates photosynthesis, biomass production and growth during the vegetative stage of rice plants. *Soil Science and Plant Nutrition* **55**, 124-131.
- Kanno K, Makino A.** 2010. Increased grain yield and biomass allocation in rice under cool night temperature. *Soil Science and Plant Nutrition* **56**, 412-417.
- Karl TR, Kukla G, Razuvayev VN, Changery MJ, Quayle RG, Heim RR, Easterling DR, Fu CB.** 1991. Global Warming - Evidence for Asymmetric Diurnal Temperature-Change. *Geophysical Research Letters* **18**, 2253-2256.
- Katayama TC.** 1993. Morphological and taxonomical characters of cultivated rice. *Science of the rice plant : Morphology*, Vol. 1.
- Kok B.** 1948. A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella* photosynthesis. *Enzymologia* **13**, 1-56.
- Koning RE.** 1994. Blue-Light Responses. Plant Physiology Information Website. [http://plantphys.info/plant\\_physiology/bluelight.shtml](http://plantphys.info/plant_physiology/bluelight.shtml).
- Krishnan P, Swain DK, Bhaskar BC, Nayak SK, Dash RN.** 2007. Impact of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on rice yield and methods of adaptation as evaluated by crop simulation studies. *Agriculture Ecosystems & Environment* **122**, 233-242.
- Laisk A.** 1977. Kinetics of Photosynthesis and Photorespiration in C<sub>3</sub> Plants. Nauka, Moscow.
- Li H, Chen Z, Hu M, Wang Z, Hua H, Yin C, Zeng H.** 2011. Different effects of night versus day high temperature on rice quality and accumulation profiling of rice grain proteins during grain filling. *Plant Cell Reports* **30**, 1641-1659.
- Lin C-J, Li C-Y, Lin S-K, Yang F-H, Huang J-J, Liu Y-H, Lur H-S.** 2010. Influence of High Temperature during Grain Filling on the Accumulation of Storage Proteins and Grain Quality in Rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **58**, 10545-10552.
- Liu P, Guo W, Jiang Z, Pu H, Feng C, Zhu X, Peng Y, Kuang A, Little CR.** 2011. Effects of high temperature after anthesis on starch granules in grains of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agricultural Science* **149**, 159-169.
- Loreto F, Velikova V, Di Marco G.** 2001. Respiration in the light measured by (CO<sub>2</sub>)-C-12 emission in (CO<sub>2</sub>)-C-13 atmosphere in maize leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **28**, 1103-1108.
- Mamun EA, Alfred S, Cantrill LC, Overall RL, Sutton BG.** 2006. Effects of chilling on male gametophyte development in rice. *Cell Biol Int* **30**, 583-591.
- Matsui T, Omasa K.** 2002. Rice (*Oryza sativa* L.) cultivars tolerant to high temperature at flowering: Anther characteristics. *Annals of Botany* **89**, 683-687.
- Matsui T, Omasa K, Horie T.** 2001. The difference in sterility due to high temperatures during the flowering period among japonica-rice varieties. *Plant Production Science* **4**, 90-93.
- McCree KJ.** 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Šetlík I, ed. Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 221-229.



- McCree KJ.** 1974. Equations for the Rate of Dark Respiration of White Clover and Grain Sorghum, as Functions of Dry Weight, Photosynthetic Rate, and Temperature. *Crop Sci.* **14**, 509-514.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2009a. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**, 999-1008.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2009b. Impact of High Nighttime Temperature on Respiration, Membrane Stability, Antioxidant Capacity, and Yield of Rice Plants. *Crop Science* **49**, 313-322.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2010. Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *European Journal of Agronomy* **33**, 117-123.
- Mohanty S.** 2013. Trends in global rice consumption. *Rice Today* **12**, 44-45.
- Morita S, Yonemaru J, Takanashi J.** 2005. Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany* **95**, 695-701.
- Nagarajan S, Jagadish SVK, Prasad ASH, Thomar AK, Anand A, Pal M, Agarwal PK.** 2010. Local climate affects growth, yield and grain quality of aromatic and non-aromatic rice in northwestern India. *Agriculture Ecosystems & Environment* **138**, 274-281.
- Nakagawa H, Horie T.** 2000. Rice responses to elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Global Environmental Research* **3**, 101-113.
- O'Sullivan OS, Weerasinghe KWLK, Evans JR, Egerton JJG, Tjoelker MG, Atkin OK.** 2013. High-resolution temperature responses of leaf respiration in snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) reveal high-temperature limits to respiratory function. *Plant Cell and Environment* **36**, 1268-1284.
- Pärnik T, Keerbergh O.** 1995. Decarboxylation of primary and end products of photosynthesis at different oxygen concentrations. *Journal of Experimental Botany* **46**, 1439-1477.
- Peng S, Cassman KG, Virmani SS, Sheehy J, Khush GS.** 1999. Yield Potential Trends of Tropical Rice since the Release of IR8 and the Challenge of Increasing Rice Yield Potential. *Crop Science* **39**, 1552-1559.
- Peng SB, Huang JL, Sheehy JE, Laza RC, Visperas RM, Zhong XH, Centeno GS, Khush GS, Cassman KG.** 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**, 9971-9975.
- Penning de Vries F, Jansen D, ten Berge H, Bakema A.** 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Simulation Monographs. Wageningen (Netherlands): Pudoc.
- Penning de vries FWT.** 1972. Respiration and growth. In: Rees A, Cockshull K, Hand D, Hurd R, eds. Crops processes in controlled environments. London: Academic Press, 327-347.
- Penning de Vries FWT.** 1975. The Cost of Maintenance Processes in Plant Cells. *Annals of Botany* **39**, 77-92.
- Peterhansel C, Maurino VG.** 2011. Photorespiration Redesigned. *Plant physiology* **155**, 49-55.

- Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH, Sheehy JE, Thomas JMG.** 2006. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Research* **95**, 398-411.
- Prasad PVV, Djanaguiraman M.** 2011. High night temperature decreases leaf photosynthesis and pollen function in grain sorghum. *Functional Plant Biology* **38**, 993-1003.
- Reuveni J, Bugbee B.** 1997. Very high CO<sub>2</sub> reduces photosynthesis, dark respiration and yield in wheat. *Annals of Botany* **80**, 539-546.
- Ribas-Carbo M, Flexas J, Robinson SA, Therkez GGB.** 2010. Essay 11.9: In Vivo Measurement of Plant Respiration. *Plant Physiology, Fifth Edition Online*.
- Satapathy SS, Swain DK, Herath S.** 2014. Field experiments and simulation to evaluate rice cultivar adaptation to elevated carbon dioxide and temperature in sub-tropical India. *European Journal of Agronomy* **54**, 21-33.
- Shah F, Huang J, Cui K, Nie L, Shah T, Chen C, Wang K.** 2011. Impact of high-temperature stress on rice plant and its traits related to tolerance. *Journal of Agricultural Science* **149**, 545-556.
- Sheehy JE, Mitchell PL, Ferrer AB.** 2006. Decline in rice grain yields with temperature: Models and correlations can give different estimates. *Field Crops Research* **98**, 151-156.
- Shi W, Muthurajan R, Rahman H, Selvam J, Peng S, Zou Y, Jagadish KSV.** 2012. Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. *New Phytologist* **197**, 825-837.
- Stewart JM, Guinn G.** 1964. Influence of temperature on rates of respiration and photosynthesis in cotton seedlings. *Proc. of the Okla. Acad. of Sci.*, 34-38.
- Tao FL, Yokozawa M, Liu JY, Zhang Z.** 2008. Climate-crop yield relationships at provincial scales in China and the impacts of recent climate trends. *Climate Research* **38**, 83-94.
- Tcherkez GGB, Ribas-Carbo M.** 2012. Interactions between photosynthesis and day respiration. In: Flexas J, Loreto F, Medrano H, eds. *Terrestrial Photosynthesis in an Changing Environment. A Molecular, Physiological and Ecological Approach*. Cambridge University Press, 41-53.
- Thornley JHM.** 1970. Respiration, Growth and Maintenance in Plants. *Nature* **227**, 304-305.
- Thornley JHM.** 1971. Energy, Respiration, and Growth in Plants. *Annals of Botany* **35**, 721-728.
- Turnbull MH, Murthy R, Griffin KL.** 2002. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant Cell and Environment* **25**, 1729-1737.
- Umemoto T, Nakamura Y, Ishikura N.** 1995. Activity of Starch Synthase and the Amylose Content in Rice Endosperm. *Phytochemistry* **40**, 1613-1616.
- van Iersel MW.** 2006. Respiratory Q<sub>10</sub> of marigold (*Tagetes patula*) in response to long-term temperature differences and its relationship to growth and maintenance respiration. *Physiologia Plantarum* **128**, 289-301.
- Villar R, Held AA, Merino J.** 1994. Comparison of Methods to Estimate Dark Respiration in the Light in Leaves of Two Woody Species. *Plant physiology* **105**, 167-172.

- Villar R, Held AA, Merino J.** 1995. Dark Leaf Respiration in Light and Darkness of an Evergreen and a Deciduous Plant-Species. *Plant physiology* **107**, 421-427.
- von Caemmerer S, Quick WP.** 2000. Rubisco: Pysiology in Vivo. In: Leegood RC, Sharkey TD, Von Caemmerer S, eds. Photosynthesis: Physiology and Metabolism. *Kluwer Academic Publishers* **9**, 85-113.
- Vose RS, Easterling DR, Gleason B.** 2005. Maximum and minimum temperature trends for the globe: An update through 2004. *Geophysical Research Letters* **32**, 5.
- Vu JCV, Allen LH, Boote KJ, Bowes G.** 1997. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on photosynthesis and Rubisco in rice and soybean. *Plant Cell and Environment* **20**, 68-76.
- Wassmann R, Jagadish SVK, Heuer S, Ismail A, Redona E, Serraj R, Singh RK, Howell G, Pathak H, Sumfleth K.** 2009. Climate Change Affecting Rice Production: the Physiological and Agronomic Basis for Possible Adaptation Strategies. *Advances in Agronomy, Vol 101*, Vol. 101, 59-122.
- Way DA, Yamori W.** 2014. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. *Photosynthesis Research* **119**, 89-100.
- Welch JR, Vincent JR, Auffhammer M, Moya PF, Dobermann A, Dawe D.** 2010. Rice yields in tropical/subtropical Asia exhibit large but opposing sensitivities to minimum and maximum temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 14562-14567.
- Yin X, Struik PC, Romero P, Harbinson J, Evers JB, Van Der Putten PEL, Vos J.** 2009. Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to estimate parameters of a biochemical C-3 photosynthesis model: a critical appraisal and a new integrated approach applied to leaves in a wheat (*Triticum aestivum*) canopy. *Plant Cell and Environment* **32**, 448-464.
- Yin X, Sun Z, Struik PC, Gu J.** 2011. Evaluating a new method to estimate the rate of leaf respiration in the light by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements. *Journal of Experimental Botany* **62**, 3489-3499.
- Yoshida S.** 1977. Rice. In: Paulo de T. Alvim and T.T. Kozlowski, ed. *Ecophysiology of tropical crops*: Academic Press, Inc. New york. , 502.
- Yoshida S.** 1981. *Fundamentals of Rice Crop Science*.
- Ziska LH, Manalo PA.** 1996. Increasing night temperature can reduce seed set and potential yield of tropical rice. *Australian Journal of Plant Physiology* **23**, 791-794.

# Complément d'information : Matériels et Méthodes

## 1. Matériels végétaux

Une expérimentation préliminaire aux travaux présentés dans ce manuscrit, a été conduite et a permis d'analyser le développement (organologie, morphologie, phénologie) de 26 cultivars avec des températures jour/nuit d'environ 29/21°C. Ce panel de cultivars était composé de 18 écotypes indica (groupe I), deux écotypes aus/boro (groupe II), un écototype sadri/basmati (groupe V) et huit écotypes japonica (groupe VI) dont deux d'origine tempérée. Parmi eux, huit cultivars ont été sélectionnés pour une analyse plus approfondie de leurs comportements face à une augmentation modérée de la température nocturne.

Le choix s'est porté sur des cultivars contrastés en termes de potentiel de rendement, d'architecture et de durée de cycle, ainsi que sur leur sensibilité aux températures élevées diurnes et/ou nocturnes (Table 1). De plus, leurs capacités à se développer dans les conditions environnementales et techniques (serre, chambre de culture) de la thèse a été prise en compte.

**Table 1** : Cultivars étudiés dans ce travail de thèse.

Cultivar	Ecotype	Origine	Cycle <sup>a</sup>	Potentiel de rendement	Hauteur tige principale <sup>b</sup>	Sensibilité aux températures
Hybride 1	indica	Tropical	Long	Élevé	Moyenne	-
Hybride 2	indica	Tropical	Long	Élevé	Moyenne	-
Hybride 3	indica	Tropical	Long	Élevé	Moyenne	-
Cocodrie	japonica	Tropical	Court	Faible	Moyenne	Très sensible <sup>c</sup>
Jamajigi	indica	Tropical	Long	Moyen	Moyenne	-
Kasalath	aus/boro	Tropical	Long	Moyen	Grande	-
M202	japonica	Tempéré	Court	Faible	Petite	Très sensible <sup>d</sup>
N22	aus/boro	Tropical	Court	Faible	Grande	Très tolérant <sup>d,e</sup>

<sup>a</sup> Durée de cycle : > à 120 j, Long, < à 120 j, Court. <sup>b</sup> Hauteur tige principale = distance entre le sol et la dernière ligule à floraison : > à 130 cm, Grande. Entre 90 et 130 cm, Moyenne. < à 90 cm, Petite. <sup>c</sup> Mohammed and Tarpley 2009. <sup>d</sup> Prasad *et al.* 2006. <sup>e</sup> Jagadish *et al.* 2008.

## 2. Mesures des échanges gazeux à l'échelle de la plante

Les aspects techniques de l'analyseur d'échanges gazeux GFS-3000 ou GFS-3010 (Walz, Allemagne) sont présentés ici. Cet instrument permet de mesurer les échanges de CO<sub>2</sub> à l'échelle de la feuille. D'autres analyseurs de ce type sont disponibles sur le marché comme, par exemple, Licor-6400 (Licor, USA), Ciras3 (PP System, USA) et LCpro-SD (ADC BioScientific, Angleterre). Le fonctionnement d'un dispositif artisanal permettant de mesurer les échanges gazeux à l'échelle de la plante est aussi présenté.

### 2.1. GFS-3000 ou 3010 : Mesure à l'échelle de la feuille

La première étape de fonctionnement d'un analyseur de gaz consiste en l'aspiration de l'air ambiant dans le circuit de l'analyseur. Cet air est filtré puis dépourvu de son CO<sub>2</sub> avant d'être humidifié ou asséché à la convenance de l'utilisateur. Ensuite, l'air est enrichi en CO<sub>2</sub> selon le paramétrage réalisé par l'utilisateur et est distribué vers deux zones différentes : i) la cuvette où l'organe à mesurer est positionné, suite à laquelle l'air atteint la cellule de mesure « échantillon » et ii) la cellule de mesure « référence » où l'air qui y parvient n'est pas issu de la cuvette. La comparaison des teneurs en CO<sub>2</sub> de l'air contenu dans ces deux types de cellules de mesure permet de calculer, entre autres, le taux d'assimilation nette du CO<sub>2</sub> (A en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) via la formule suivante :

$$A = \frac{\text{Flux} * (c_e - c_o)}{SF} - E * c_o$$

Où Flux est le flux d'air en entrée de cuvette ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ ),  $c_e$  est la fraction molaire de CO<sub>2</sub> en entrée de cuvette (ppm),  $c_o$  est la fraction molaire de CO<sub>2</sub> en sortie de cuvette (ppm), SF est la surface foliaire ( $\text{cm}^2$ ) et E est le taux de transpiration ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

*Note : Pour obtenir le taux d'assimilation nette par gramme de matière, il suffit de remplacer la donnée de surface foliaire (SF en  $\text{cm}^2$ ) par une valeur de biomasse sèche (en g).*

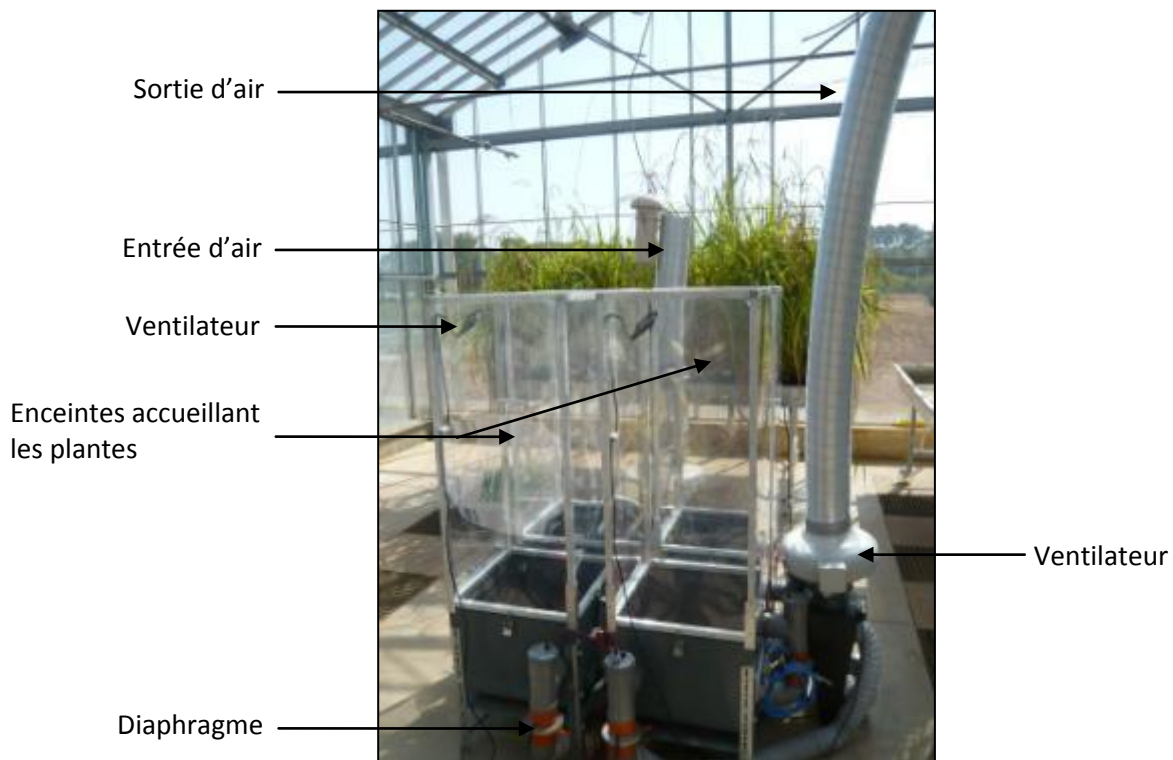
### 2.2. Dispositif de mesure à l'échelle de la plante

Le dispositif permettant la mesure des échanges gazeux à l'échelle de la plante a été mis au point par les équipes PIAF (Physique et Physiologie Intégrative de l'Arbre Fruitier et Forestier) et GDEC (Génétique Diversité Écophysiologie des Céréales) de l'INRA Crouël de Clermont-Ferrand.

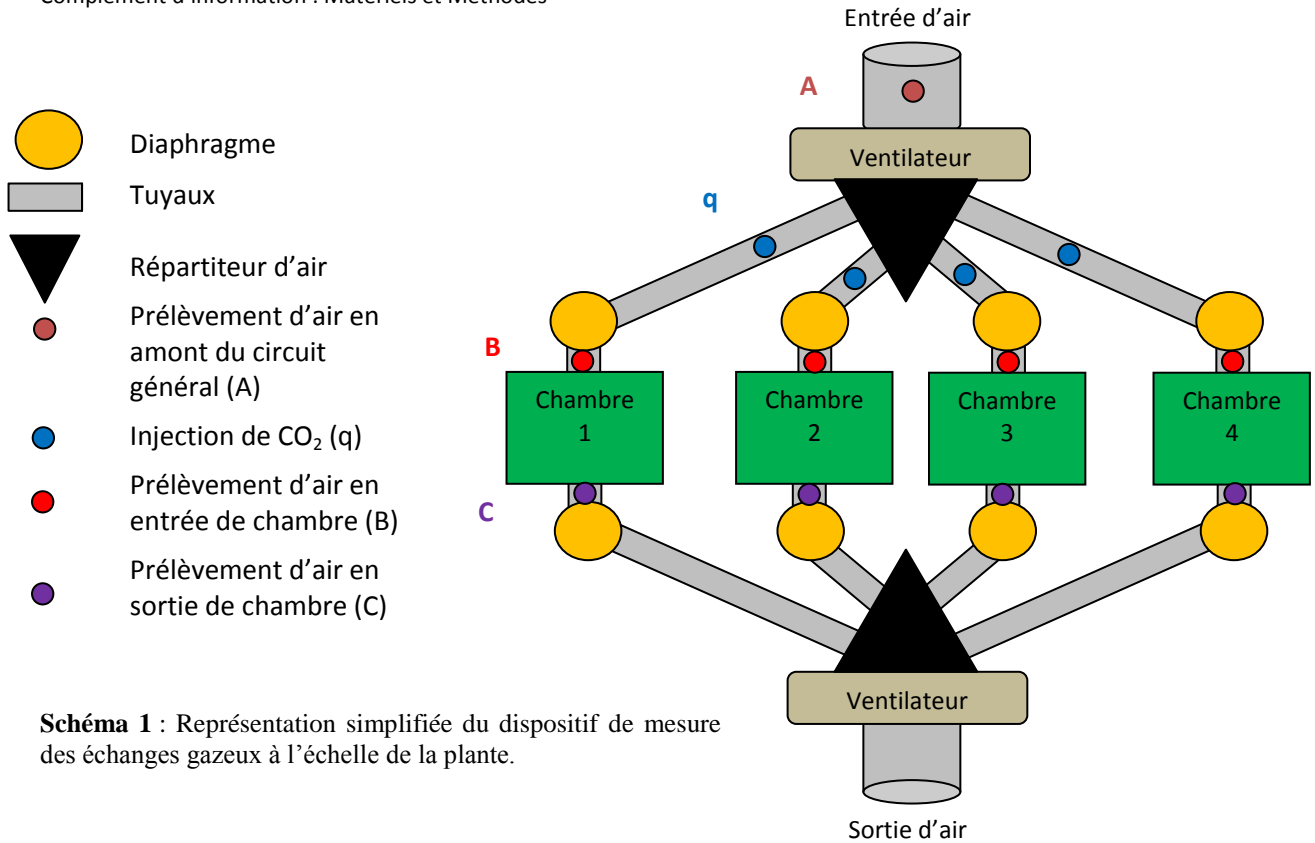
Il est composé de quatre chambres de mesures ayant une arrivée et une sortie d'air commune (Image 1). En amont du dispositif un ventilateur, précédé d'un filtre à poussière, permet d'acheminer l'air au sein des quatre chambres de mesures (Image 1). En aval du dispositif, un autre ventilateur est utilisé pour extraire l'air des chambres. Modifier la

puissance de chacun des deux ventilateurs permet de maîtriser les flux d'air qui parcourent les chambres.

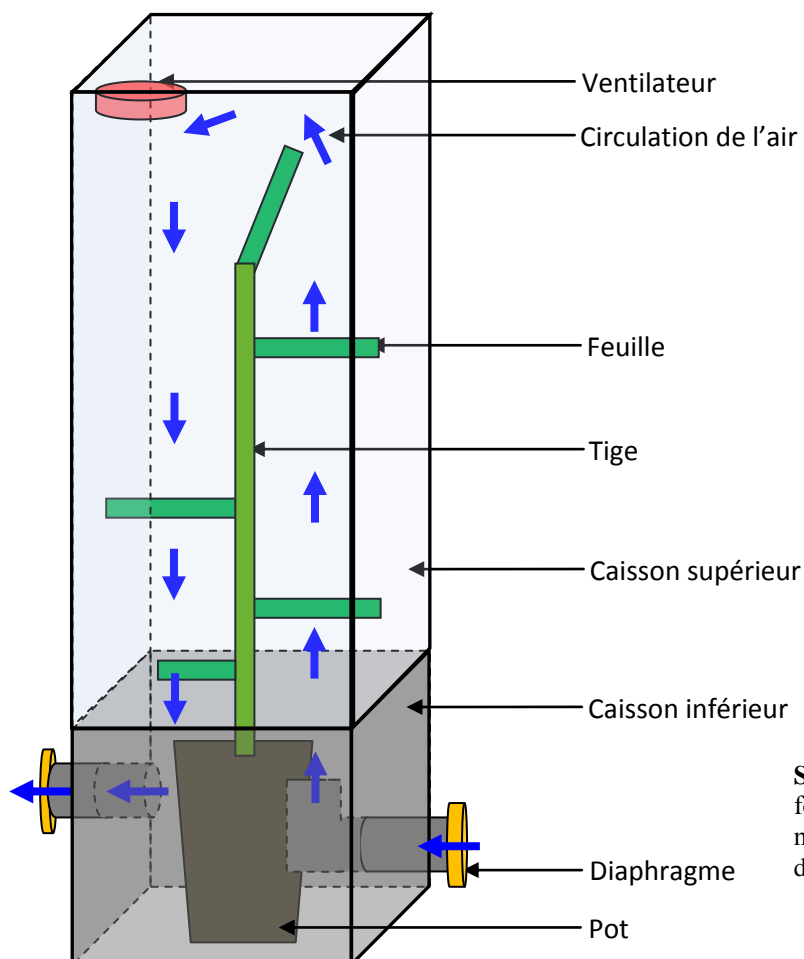
Cependant, les tuyaux utilisés pour acheminer l'air aux chambres de mesures ne sont pas tous de la même longueur et génèrent des flux différents. Pour pallier à cela, chacune des chambres est équipée de deux diaphragmes positionnés à l'entrée et à la sortie (Image 1, Schéma 1). Les réglages simultanés de la puissance des ventilateurs et de l'ouverture/fermeture des diaphragmes permettent de garantir un flux d'air constant et équivalent dans chacune des chambres de mesures à environ un volume d'air par minute.



**Image 1** : Dispositif de mesure de la respiration à l'échelle de la plante.



**Schéma 1 :** Représentation simplifiée du dispositif de mesure des échanges gazeux à l'échelle de la plante.



**Schéma 2 :** Représentation du fonctionnement d'une chambre de mesures d'échanges gazeux à l'échelle de la plante.

Chaque chambre de mesure est composée d'un caisson inférieur et d'un caisson supérieur équipé d'un ventilateur permettant l'homogénéisation de l'air au sein des chambres (Schéma 2). Le volume total est de 231 litres après que des blocs de polystyrène aient été positionnés entre les pots afin de réduire le volume d'air et ainsi améliorer le signal CO<sub>2</sub>.

Dans ce dispositif, le calcul des échanges gazeux est basé sur la mesure du flux d'air ainsi que sur le différentiel entre la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air en entrée de chambre et en sortie de chambre. Le principe du calcul se décompose en trois étapes (Daudet 1987 ; Schéma 1) :

- 1<sup>ère</sup> étape. L'air prélevé en B (entrée de chambre) est envoyé aux analyseurs de référence et d'échantillon, ceci permettant ainsi leur étalonnage correspondant au point **Zéro**.
- 2<sup>ème</sup> étape. L'air prélevé en B est envoyé vers l'analyseur de référence et l'air prélevé en C (sortie de chambre) est envoyé vers l'analyseur échantillon. Le différentiel des concentrations en CO<sub>2</sub> traduit la quantité de CO<sub>2</sub> produite (respiration) ou consommée (photosynthèse) par les plantes présentes dans les chambres et constitue le point **Mesure**.
- 3<sup>ème</sup> étape. L'air prélevé en B est envoyé vers l'analyseur de référence et l'air prélevé en A (amont du circuit) est envoyé vers l'analyseur échantillon. Entre A et B, une légère injection de CO<sub>2</sub> pure est réalisée à un débit q. Le différentiel de concentration en CO<sub>2</sub> entre A et B est proportionnel et est fonction du débit d'injection du CO<sub>2</sub> (q). La mesure alors réalisée est appelée **Débit** mais, attention, celle-ci ne correspond pas au flux d'air qui parcourt les chambres.

Le taux d'assimilation nette A (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) est alors calculé de la manière suivante :

$$A = \frac{q}{V_m} * \frac{\text{Mesure} - \text{Zéro}}{\text{Débit} - \text{Zéro}} * 10^6$$

Où V<sub>m</sub> est le volume molaire du CO<sub>2</sub> (L mol<sup>-1</sup>) à la température de mesure et q est le débit d'injection du CO<sub>2</sub> (L s<sup>-1</sup>). Les différentiels de concentration en CO<sub>2</sub> sont mesurés entre A et B (Débit), B et C (Mesure) et entre B et B (Zéro).

Le flux d'air est calculé de la manière suivante :

$$\text{Flux} = K * 3.6 * \sqrt{\Delta P}$$

Où Flux est exprimé en m<sup>3</sup> h<sup>-1</sup>, K est égal à 0.6 dans notre cas et correspond au diamètre et à l'ouverture du diaphragme, ΔP en Pa est la pression statique différentielle en amont et aval d'un diaphragme.

Les prélèvements d'air et les analyses se font alternativement pour chaque chambre. Dans cette étude, la programmation suivante a été mise en place et répétée pour chaque chambre : une minutes de stabilisation – **Zéro** – une minute de stabilisation – 1<sup>ère</sup> **Mesure** – une minute



de stabilisation – 2<sup>ème</sup> **Mesure** – une minute de stabilisation – 3<sup>ème</sup> **Mesure** – une minute de stabilisation – **Débit**. Le temps nécessaire pour mesurer l'ensemble des chambres de mesures est donc d'environ 20 minutes. Le Zéro réalisé au début de chaque cycle de mesure permet de minimiser les dérives de l'analyseur et les éventuels résidus de gaz issus des mesures précédentes. La première mesure a été écartée car généralement réalisée avant la stabilisation du signal.

L'ensemble de l'appareillage électronique et l'analyseur de gaz (Binos 100-4P, Rosemount Analytical, Allemagne) est contenu dans un caisson (Image 2). Ce caisson est relié aux chambres de mesures par des tuyaux permettant de prélever un échantillon d'air ou d'injecter du CO<sub>2</sub> au moyen de pompes et d'électrovannes.



**Image 2** : Caisson contenant l'appareillage électronique et l'analyseur de gaz (vue arrière).

### 2.3. Fonctionnement d'un détecteur opto-pneumatique

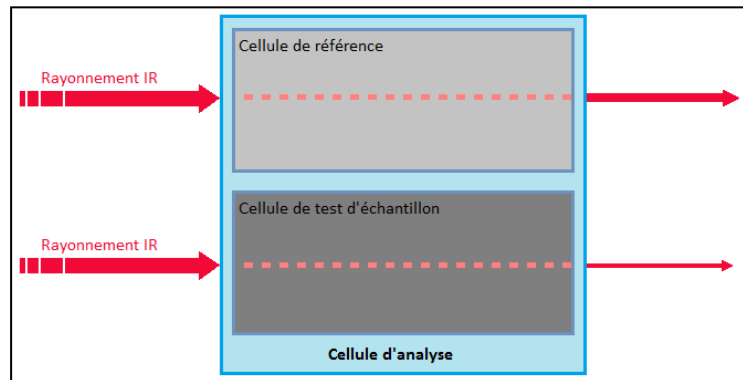
La concentration en CO<sub>2</sub> de l'air qui arrive dans les cellules de mesures référence et échantillon, est déterminée via l'utilisation d'un détecteur de gaz dit opto-pneumatique. Ce type de détecteur qui équipe les deux instruments de mesures, permet de connaître la concentration d'un gaz dans l'air (choisit par l'utilisateur, pour les échanges gazeux chez les plantes c'est le CO<sub>2</sub>).

- La première étape consiste en l'émission d'un rayonnement infrarouge constant qui sera absorbé spécifiquement par le gaz recherché. Dans le cadre du CO<sub>2</sub> une difficulté apparaît car les molécules d'eau ont un spectre d'absorption des infrarouges qui se chevauche avec celui du CO<sub>2</sub>. Pour palier à cela, des filtres sont utilisés et garantissent une plus grande spécificité de la longueur au CO<sub>2</sub>.

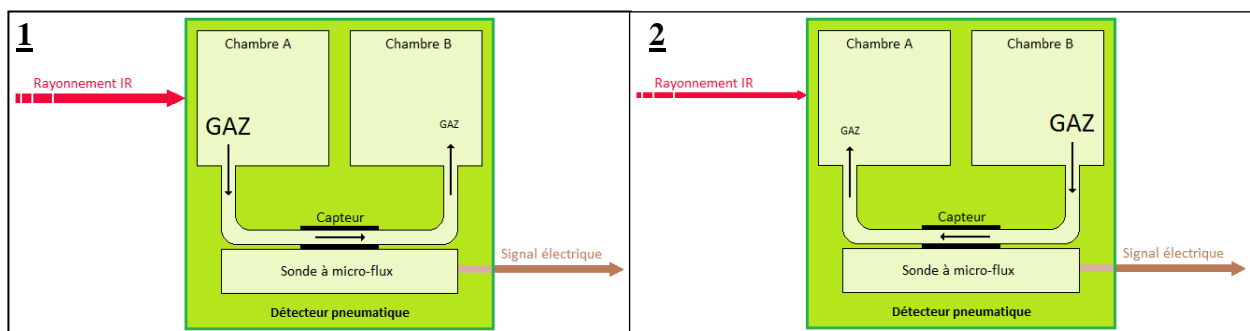
- Lors de la deuxième étape, le rayonnement infrarouge traverse alternativement la cellule « références » et la cellule « échantillon ». Ce rayonnement est identique, en termes de

quantité et de qualité, à son entrée dans ces cellules (Schéma 3). Le  $\text{CO}_2$  présent dans chaque cellule va absorber une partie des infrarouges. Plus la concentration en  $\text{CO}_2$  est importante, plus la quantité d'infrarouge absorbée l'est aussi. Dans le cadre de la mesure de la respiration, la quantité de  $\text{CO}_2$  dans la cellule « échantillon » est plus importante que dans la cellule « référence », la quantité d'infrarouge est donc plus faible à la sortie de la cellule « échantillon » qu'à la sortie de la cellule « référence » (Schéma 3).

**Schéma 3 :** Passage du rayonnement infrarouge au travers des cellules « référence » et « échantillon ».



- Les rayonnements infrarouges sont ensuite dirigés jusqu'au détecteur pneumatique. Lorsque le rayonnement infrarouge provient de la cellule « référence » (Schéma 4.1), il atteint la chambre d'absorption (chambre A) où il agite les molécules de gaz qui y sont présentes et augmente ainsi la pression. Cette surpression amène le gaz à s'échapper vers la chambre de compensation (chambre B), via un canal où est positionnée une sonde à micro-flux qui convertit le flux de gaz en un signal électrique. Lorsque le rayonnement infrarouge provient de la cellule « échantillon » (Schéma 4.2), l'échauffement des molécules de gaz de la chambre d'absorption est moindre car le rayonnement est plus faible. La pression diminue et c'est le gaz présent dans la chambre de compensation qui va se diriger vers la chambre d'absorption. Une fois encore, la sonde micro-flux convertit le flux de gaz en un signal électrique.



**Schéma 4 :** Fonctionnement d'un détecteur pneumatique. Chambre A, Chambre d'Absorption ; Chambre B, Chambre de compensation. 1, Rayonnement infrarouge (IR) issu de la cellule « référence ». 2, Rayonnement infrarouge (IR) issu de la cellule « échantillon » dans le cadre d'une mesure de respiration.

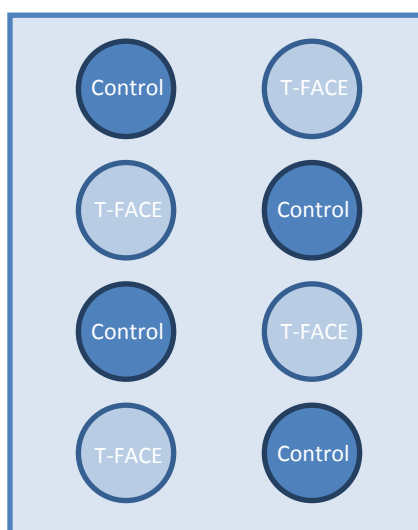
### 3. Dispositif d'augmentation de la température au champ : T-FACE

L'augmentation de la température dans un milieu totalement ouvert est compliquée, car le dispositif utilisé nécessite d'être suffisamment puissant pour chauffer un espace donné malgré le vent. Le dispositif présenté ci-dessous a été mis au point par Kimball *et al.* (2008) et est appelé T-FACE pour Temperature-Free Air Controlled Enhancement. Il consiste en la disposition, en cercle, de plusieurs radiateurs infrarouges. Six radiateurs disposés à deux mètres du sol, sont utilisés pour chauffer de manière homogène un cercle de culture d'environ 4,5 m<sup>2</sup> (Image 3). Les radiateurs d'une puissance de 1000 watts chacun, sont allumés manuellement au couché du soleil (18h00) et éteints au levé du jour (6h00).

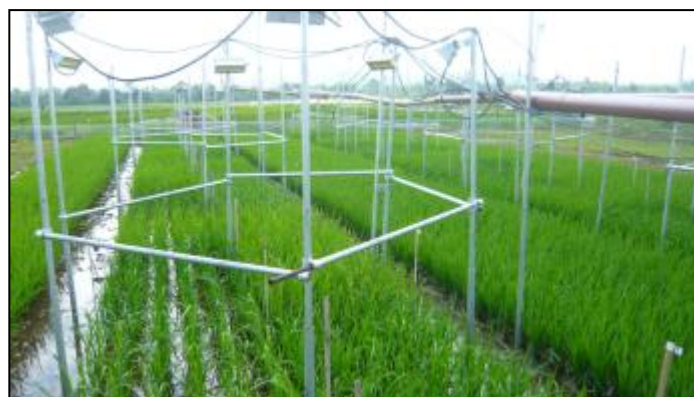


**Image 3** : Dispositif T-FACE au champ à l'IRRI (Philippines).

Dans ce travail, huit anneaux dont quatre équipés T-FACE et quatre avec l'armature sans les radiateurs (Control), ont été utilisés. La disposition des anneaux a été faite en quinconce selon le schéma 5 et l'image 4.



**Schéma 5** : Répartition des anneaux « T-FACE » et des anneaux « Control ».



**Image 4** : Photographie du dispositif T-FACE.

L'augmentation de la température nocturne a été constatée de deux manières. D'une part par les données de température issues des sondes infrarouges, positionnées au-dessus de chaque cercle de culture et permettant de connaître la température moyenne du couvert ; et d'autre part, via l'utilisation d'une caméra thermique montrant au premier plan un anneau équipé du dispositif T-FACE (Image 5) ou sans le dispositif (Image 6).



**Image 5 :** Photographie thermique du dispositif au champ avec au premier plan un anneau T-FACE.



**Image 6 :** Photographie thermique du dispositif au champ avec au premier plan un anneau Control.

L'utilisation d'un tel dispositif est une réelle avancée dans la compréhension des réponses des plantes à une augmentation des températures en conditions naturelles. Cependant, des limites techniques subsistent encore et sont discutées dans le chapitre 1.

## ***Références***

- Daudet FA** 1987. Un système simple pour la mesure *in situ* des échanges gazeux de couverts végétaux de quelques mètres carrés de surface foliaire. *Les Ulis, FRANCE: EDP Sciences*.
- Jagadish SVK, Craufurd PQ, Wheeler TR** 2008. Phenotyping parents of mapping populations of rice for heat tolerance during anthesis. *Crop Science* **48**, 1140-1146.
- Kimball BA, Conley MM, Wang S, Lin X, Luo C, Morgan J, Smith D** 2008. Infrared heater arrays for warming ecosystem field plots. *Global Change Biology* **14**, 309-320.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2009. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**, 999-1008.
- Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH, Sheehy JE, Thomas JMG** 2006. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Research* **95**, 398-411.

# Chapitre 1

## Increase in night temperature in rice enhances respiration rate without significant impact on biomass accumulation

---

Peraudeau Sébastien<sup>a</sup>, Roques Sandrine <sup>a</sup>, O.Quñones Cherryl<sup>b</sup>, Fabre Denis<sup>a</sup>, Van Rie Jeroen<sup>c</sup>, Ouwerkerk B.F. Pieter<sup>c</sup>, Jagadish S.V. Krishna<sup>b</sup>, Dingkuhn Michael<sup>a,b</sup>, Lafarge Tanguy<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France

<sup>b</sup> International Rice Research Institute (IRRI), Crop and Environment Science Division (CESD), DAPO Box 7777 Metro Manila, Philippines

<sup>c</sup> Bayer CropScience NV, Innovation Center, Technologie park 38, B-9052 Gent, Belgium

\* Corresponding author. Email: tanguy.lafarge@cirad.fr ; +33.4.67.61.58.42

doi: 10.1016/j.fcr.2014.11.004

Accepted on **9 November 5, 2014 (Field Crop Research)**

**Keywords.** Rice; Night warming; Night respiration; Respiration cost; Specific leaf area; Phenology.

## **Abstract**

Night temperature (NT) increases faster than day temperature with global warming and this may have strong implications for crop yield. One of the assumptions is the increase in night respiration and thus the increase in carbon losses over time. Some rice cultivars (indica, aus and japonica types) were grown in the field in the Philippines and in heated greenhouses in Montpellier, France, to quantify the response of respiration to increased NT and its implication at crop level. Increased NT by 3.8 and 5.4°C over the whole crop cycle in two greenhouse experiments and by 1.9°C in the field from 33 days after transplanting up to maturity using a free-air-controlled enhancement increased night respiration rate significantly. Overall, the cost in CH<sub>2</sub>O of night respiration over crop duration was 17 to 20% (field) and 8 to 18% (greenhouse) of the potential shoot dry matter (including that lost by respiration). Additional respiratory burden due to increased NT was only 1 to 7% of the potential shoot dry matter at maturity, and was not associated with significant loss in additional dry matter. The absence of any dry matter reduction with increased NT within indica cultivars questions the assumptions of recent papers.

## **Introduction**

The global mean surface temperature is projected to increase by 0.3 to 0.7°C for the period 2016–2035 and by 0.3 to 4.8°C for 2081–2100 compared to the 1986–2005 period (IPCC, 2013). Near-term increases in temperature are expected to be larger in the tropics and subtropics (IPCC, 2013), which correspond to the main rice production area, than at mid-latitudes. Night temperature already increased faster than day temperature, lowering the day-night temperature amplitude in many parts of the world, e.g. annual mean maximum temperature have increased by 0.35°C from 1979 to 2003, while annual minimum temperature have increased by 1.13°C during the same period in the Philippines (Alward *et al.*, 1999; Easterling *et al.*, 1997; Karl *et al.*, 1991; Peng *et al.*, 2004). In this context, a reduction in grain yield of tropical irrigated rice (*Oryza sativa* L.) has been reported by Peng *et al.* (2004) based on field data collected over eleven years, between 1992 and 2003. This decline was associated with decreasing radiation and increasing day and night temperatures. Minimum night temperature (NT) was the single most predictive environmental variable for grain yield change (Nagarajan *et al.*, 2010), with a reduction in grain yield of 10% with every degree Celsius increase in minimum NT in the range of 22 to 24°C (Peng *et al.*, 2004). The observations from Peng *et al.* (2004), the on-going climate changes and the climate projections suggest the increase in NT to be a strong factor affecting rice yield in the tropics. The role of NT per se in crop performance is, however, not well understood.

Reductions of rice grain yield under increased mean NT were also reported under 27°C compared to 22°C in hydroponic culture (Kanno and Makino, 2010); under 28°C compared to 22°C in field conditions with plants grown under natural conditions during day time and under shelters during night time (Shi *et al.*, 2012); and under 32°C in controlled environments



compared to 27°C (Mohammed and Tarpley, 2009a). Similar observation was reported by Cheng *et al.* (2009) under 32°C compared to 22°C but with the mean night temperature calculated over the night time period excluding the transition time from daytime to night time and from night time to daytime. On one hand, a decline in grain yield under increased NT was reported in studies where mean NT was (i) similar to day temperature (Kanno and Makino, 2010; Mohammed and Tarpley, 2009a), (ii) higher than day temperature (Li *et al.*, 2011) or (iii) modified together with day temperature, thereby confounding day and night temperature effects (Glaubitx *et al.*, 2014). On the other hand, the susceptibility of japonica cultivars and related groups, i.e. sadri and basmati (Glaszmann, 1987), to increased mean NT, including the transition time between day and night, was largely reported (cv. Notohikari in Kanno *et al.*, 2009; cv. Akita-63 in Kanno and Makino, 2010; cv. Cocodrie in Mohammed and Tarpley, 2009a; cvs. Super Basmati, Pusa 1121 and Pusa Sugandh-2 in Nagarajan *et al.*, 2010; cv. Gharib in Shi *et al.*, 2012). In contrast, the response of indica cultivars and related groups, i.e. aus and boro (Glaszmann, 1987), to increased mean NT is unclear (cv. IR72 in Cheng *et al.*, 2009; cv. N22 in Shi *et al.*, 2012). However, grain yield of indica cultivars declined when the minimum temperature was above 22°C in field conditions (cvs. Pusa-44 and IR64 in Nagarajan *et al.*, 2010; cv. IR72 in Peng *et al.*, 2004) whereas, in control environments, it increased when mean NT was elevated from 21 to 28°C, but with also a concomitant increase in day temperature by 2°C (cv. IR72 in Glaubitx *et al.*, 2014). These observations raise the question whether NT in the range predicted by climate projections in the tropics, where the indica group is dominant, will have a detrimental effect on grain production.

An increased loss of biomass through enhanced respiration rate was one of the hypotheses proposed by Peng *et al.* (2004) to explain the rice yield decline reported under increased NT. Many studies reported an increase of dark respiration rate under increased mean NT over the whole night or part of the night, e.g. at plant scale for cotton (Loka and Oosterhuis, 2010), lettuce, tomato and soybean (Frantz *et al.*, 2004) and rice (Cheng *et al.*, 2009), and at leaf scale for temperate steppe species *Stipakrylovii* Roshev. (Chi *et al.*, 2013a,b) and rice (Mohammed and Tarpley, 2009b). The increase in night respiration rate would reduce carbon accumulation with lower starch and soluble sugar concentration at predawn (Turnbull *et al.*, 2002) but could be partly offset by an increase of the assimilation rate (Kanno *et al.*, 2009). Although higher respiratory rates under conditions of moderately increased NT may affect rice production, this has never been demonstrated.

The purpose of the present study was to assess whether a moderate increase in NT, while keeping day-time temperature unchanged, affects (i) night respiration rates and biomass losses, (ii) carbon accumulation and (iii) rice grain and biomass production. The study was conducted in thermally controlled greenhouses (Montpellier, France) and in the field at the International Rice Research Institute (IRRI) experimental station in the Philippines using a temperature free-air-controlled enhancement (T-FACE) system (Gaihre *et al.*, 2014; Kimball *et al.*, 2008). An initial greenhouse experiment (GH1) established increased NT responses of eight contrasting cultivars. The field study in 2013 concentrated three of these cultivars, and two of the cultivars were studied in the second experiment in the greenhouse and compared leaf and plant scale respiration rates (GH2). We also attempted to scale up night respiration



losses to the entire crop cycle.

## ***Materials and methods***

The field experiment was conducted in 2013 at the International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños (14°8'N, 121°15'E), Philippines. Two greenhouse experiments were conducted, one in 2012 (GH1) and one in 2013 (GH2) at the National Center for Scientific Research (CNRS), Montpellier (43°38'N, 3°51'E), France.

### **Plant management**

Based on geographic origin, plant architecture and yield potential, eight rice cultivars were chosen for the GH1 experiment in which three subspecies were represented: indica (Hybrid 1, Hybrid 2, Hybrid 3 and Jamajigi), aus (Kasalath and N22) and japonica (Cocodrie as tropical and M202 as temperate). Three of these cultivars were used in the field: M202, known to be susceptible to high NT; N22, known to be tolerant to high day temperature and Hybrid 1. Two of these cultivars (Hybrid 1 and N22) were used in the GH2 experiment.

In the field experiment, seed dormancy was broken by exposure to 50°C for three days, followed by pre-germination and sowing in seedling trays. Fourteen-day-old seedlings were transplanted on February 9, 2013 at a spacing of 0.2 m × 0.2 m with one seedling per hill. The particles size proportion of the soil was clay (37%), sand (20%), silt (43%), with pH = 6.6. Key elements as P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (30 kg ha<sup>-1</sup>), KCl (40 kg ha<sup>-1</sup>) and ZnSO<sub>4</sub> (5 kg ha<sup>-1</sup>) were applied one day before transplanting. Application of N fertilizer in the form of urea was done in four splits (45 kg ha<sup>-1</sup> as basal, 30 kg ha<sup>-1</sup> at mid-tillering, 45 kg ha<sup>-1</sup> at panicle initiation and 30 kg ha<sup>-1</sup> at heading). The field was flooded with 2 cm of water at transplanting and with 5 cm from crop establishment onwards. Weeding was done manually when required and insect pests were controlled using the appropriate chemicals.

In the greenhouse experiments (GH1 and GH2), seed dormancy was broken by exposure to 29°C for four days. Pre-germinated seeds were transplanted on April 24, 2012 (GH1) and on May 28, 2013 or June 3, 2013 (GH2) for N22 and Hybrid 1, respectively. Pots were arranged within large aluminum tables where 5 cm of water level was maintained throughout the whole experiment. Pre-germinated seed was transplanted with two seedlings per pot (3 l). About one week after transplanting thinning was performed at one plant per pot. Soil EGOT 140 (17N-10P-14 K, pH = 5) (Jiffy, Norway) was used to fill each pot and Basacot 6 M+ (2 g l<sup>-1</sup>, 11N-9P-19K + 2Mg) (Compo, Germany) was added and incorporated before transplanting. Four tables were used in each compartment, each containing 84 pots at the beginning of the experiment. Plant density was 30 and 32 plants m<sup>-2</sup> for GH1 and GH2, respectively. Difference between both GH1 and GH2 was due to the largest pots for border plants in GH2 than in GH1. Each of the four tables within a compartment were moved and re-oriented twice a week to avoid any bias generated by the structure of the facility.

## Temperature treatment

In the field experiment, as described in Kimball *et al.* (2008), a temperature treatment named as increased NT (INT) was set up as follow: Four rings of 4.5 m<sup>2</sup> were equipped with six regularly distributed thermal radiators (1000 W) located at 2 m height. Another set of four rings without thermal radiators was used for the control temperature treatment (CT). The cultivar disposition within each ring was set up in such a way that each cultivar (Hybrid 1, M202 and N22) occupied a quarter of the ring. The fourth quarter was occupied by a cultivar which was not analyzed in this study. Out-side the ring, the cultivar PSBRC4 was transplanted to avoid border effects within the rings. The radiators were programmed to work at full capacity from 6 pm to 6 am (night time) from 33 days after transplanting, i.e. 20 days after panicle initiation for M202 and N22, and 10 days before panicle initiation for Hybrid 1 up to maturity (up to mid-grain filling for Hybrid 1). Temperature of the canopy was measured by the infrared thermal sensors that were placed above the ring. The increased air temperature was well distributed within the ring according to the low wind speed during night time,  $0.45 \pm 0.22 \text{ m s}^{-1}$  with a maximum of  $1.00 \text{ m s}^{-1}$  (Table 2, Kimball *et al.*, 2008).

In both greenhouse experiments GH1 and GH2, two independent compartments were used, with a size of 6.2 m × 6.2 m. The air conditioners were programmed to automatically maintain 29°C during the day, 21°C during the night for CT, and 25°C and 26°C during the night INT in GH1 and GH2 experiments, respectively. Temperature treatments were maintained from transplanting to maturity and measured with a PT1000 probe combined with fan-aspirated shield, connected to a CR1000 data logger (Campbell Scientific, Logan, USA). The average PAR quantity was measured at canopy level with PAR sensors (SKP215 Campbell Scientific). Relative humidity was measured with MP100 sensors (Rotronic, Switzerland).

## Specific and plant leaf area, yield components and grain dry weight

Twelve plants per temperature treatment in the field (three per ring) and four plants per temperature treatment in GH1 and GH2 were sampled at panicle initiation and at flowering for morphological analysis. At maturity, 24 plants in the field (six per ring), five plants in GH1 and eight plants in GH2, per temperature treatment, were sampled. Leaf area of a sub-sample was measured by using the leaf area meter Licor 3100-C (Licor, USA). Dry weight of the sub-sampled and remaining leaves, stems and panicles were determined after oven drying at 70°C until constant weight. The Specific Leaf Area (SLA, leaf area (cm<sup>2</sup>)/leaf dry weight (g)) of each sub-sample was calculated. Whole plant leaf area was calculated as the product of SLA and green leaves dry weight of the whole plant.

At maturity, panicles were hand-threshed, the filled spikelets were separated from unfilled spikelets by submerging them in tap water (field) or by using a densitometric column (GH1 and GH2), and were counted manually (field) or using a grain counter (GH1 and GH2). Dry weights of filled and unfilled spikelets were determined after oven drying at 70°C until constant weight. The 1000 grain dry weight and the number of spikelet per square meter were

calculated. The filling rate was calculated as the number of filled spikelets of the whole set over the total number of spikelets.

### **Calculation of the values predicted by Peng's relationships**

Calculation of the predicted values of grain dry weight, above ground dry weight and number of spikelets per square meter were done using the correlations published by Peng *et al.* (2004), on the observed values under CT imposed in GH1 and GH2.

### **Gas exchange measurements**

Photosynthesis measurements on the last fully expanded leaves were performed during the morning at 28°C and 29°C air temperature for field and GH2, respectively, using the gas analyzer GFS-3000 with the standard head 3010-S (2 cm × 4 cm) combined with the Led-Array/PAM-Fluorometer 3055-FL (Walz, Germany). The light intensity within the chamber was set to follow the natural light intensity in GH2, i.e. from 1200 to 1350  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Conversely, the light intensity was fixed at 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  in the field to avoid variation on cloudy days. In the field, photosynthesis measurements were performed six and eight days after flowering for N22 and M202, respectively, and ten days after panicle initiation for Hybrid 1 with four replicates per temperature treatment (one per ring). In GH2, photosynthesis measurements were performed 26 and 25 days before flowering and four days after flowering with a total of six replicates for N22 (two per night); and 11 and 10 days before panicle initiation, and 18 and 19 days after panicle initiation with a total of eight replicates for Hybrid 1 (two per night).

Respiration measurements per unit leaf area were performed during night time, at least 1 h after sunset which was sufficient to attain steady state as reported by Atkin *et al.* (1998) and with the gas analyzer GFS-3000 (model 3000-C or 3100-C, WALZ, Germany) combined with a gas exchange chamber 3010-GWK1 (WALZ, Germany). The last fully expanded leaf was systematically chosen to measure gas exchange. The controlled chamber 3010-GWK1 is characterized with a maximum area equal to 140 cm<sup>2</sup> (14 cm × 10 cm) which was fitted to minimize signal noise by reducing leakage proportionally to the size of the standard measuring head 3010-S, and to obtain a better stabilization of the CO<sub>2</sub> signal. In average, 25 cm<sup>2</sup> of leaf area was inside the cuvette and used for respiration measurements. In the field, the temperature inside the chamber 3010-GWK1 was controlled according to the real leaf temperature outside the chamber (24.7 ± 1.0 and 27.2 ± 0.9°C for CT and increased NT, respectively). Respiration measurements have been conducted six and eight days after flowering for N22 and M202, respectively, and ten days after panicle initiation for Hybrid 1 with four replicates per temperature treatment (one per ring). In GH2, the temperature inside the chamber 3010-GWK1 was controlled at 21 and 26°C for CT and INT, respectively, according to the real air temperature in the compartments. Respiration measurements of N22 have been conducted 26 to 24 days before flowering and three to five days after flowering with a total of 26 replicates. Respiration measurements of Hybrid 1 have been conducted 8 to

11 days before panicle initiation and 17 to 20 days after panicle initiation with a total of 30 replicates.

Respiration rate based on leaf dry matter was calculated according to the specific leaf area (SLA) of the leaf under measurement as follows:

$$R_{DM} = R_{LA} \times SLA$$

where  $R_{DM}$  is the dry-matter based respiration rate ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ),  $R_{LA}$  is the leaf-area based respiration rate ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and SLA is the specific leaf area ( $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ ).

During photosynthesis and respiration measurements performed at single leaf scale, humidity was set in order to maintain the vapor pressure deficit (VPD) close to 1.2 kPa. Air flow and fan speed were adapted to avoid humidity accumulation within the chamber and to favor good stabilization of the  $\text{CO}_2$  signal by reducing noise (in general, flow was about  $1100 \mu\text{mol s}^{-1}$  for respiration measurement and about 750 to  $850 \mu\text{mol s}^{-1}$  for photosynthesis measurements). The time necessary to observe stable values was about 5 min for photosynthesis and was comprised between 6 and 15 min for respiration, period required to stabilize the conditions within the chamber, especially focusing on constant VPD and  $\text{CO}_2$  signal.

The gas analyzer Binos (model 100-4P, Rosemount Analytical, Germany) combined with four homemade chambers built at the National Institute for Agricultural Research (INRA Crou  l, Clermont-Ferrand, France) was used to measure whole plant respiration continuously during night time in GH2. Each chamber was made with polyvinyl chloride for the bottom part and polycarbonates (Makrolon) for the top part. The method to calculate the  $\text{CO}_2$  exchange rate was described by Daudet (1987). The volume of each chamber ( $1.3 \text{ m} \times 0.45 \text{ m} \times 0.45 \text{ m}$  in height, length and width, respectively) was reduced to 231 l by the addition of polystyrene blocs between pots. Respiration from three plants was measured simultaneously in each chamber every 20 min as the average of two measurements based on the following sequence: 1 min of stabilization, zero point of gas analyzer and then 1 min of stabilization followed by one measurement repeated three times (this sequence was repeated for each chamber alternatively). Whole plant respiration rate expressed in  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$  was calculated according to the above ground biomass within each chamber which was determined by sampling each individual plant in the early morning right after the night measurements and drying it in an oven at  $70^\circ\text{C}$  until constant weight. Whole plant respiration rate was then adjusted by subtracting the soil respiration which was measured from the pots at harvest time after having sampled the plants growing in the pots. Air flow (one volume per minute) was induced by two fans, one for air inlet and one for air outlet. We assumed that under these conditions, humidity accumulation within the chambers was small and that environmental conditions inside the chambers were close to those of the greenhouse. Measurements of respiration rate at whole-plant level were conducted during pre-floral reproductive stage with 4 replicates for Hybrid 1 and 3 for N22, with each replicate being the average of measurements done every 20 min on the same plant during the night.

## Estimation of the biomass consumed by the respiration process

Several steps were followed to estimate the quantity of the biomass consumed by respiration rate in gram of CH<sub>2</sub>O per plant during the whole crop cycle.

- 1- The evolution of the plant biomass during the crop cycle was estimated using the real green biomass determined at panicle initiation, flowering and maturity. In case the above ground green biomass at maturity was lower than at flowering, a non-linear polynomial 4th-order regression was used to estimate the dynamics of the biomass. When the above ground green biomass was similar or higher at maturity than at flowering, a sigmoid curve was chosen.
- 2- The followings assumptions were made in this calculation:
  - The respiration rate measured close to panicle initiation is similar to respiration rate from germination to the middle of the reproductive stage;
  - The respiration rate measured close to flowering is similar to respiration rate from the middle of the reproductive stage to maturity;
  - The respiration rate in stem tissues is only half the value of the rate in leaf tissues due to a lower nitrogen concentration (Dingkuhn *et al.* unpublished data) with this trend confirmed by the comparison of whole plant and single leaf respiration done in the present study.

By this way we calculated the respiration at the whole plant level, day by day, as follows:

$$R(x) = r * bl(x) + \frac{r}{2} * bs(x)$$

where  $R(x)$  is the respiration at plant level  $x$  days after germination (molCH<sub>2</sub>O plant<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>),  $r$  is the leaf dry matter-based respiration measured close to panicle initiation or flowering (molCH<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>), and  $bl(x)$  and  $bs(x)$  are the leaf and stem biomass, respectively, estimated  $x$  days after germination (g).

- 3- The total quantity of CH<sub>2</sub>O consumed by respiration is written as:

$$R = \sum_{i=1}^n R(i) * b(i)$$

where  $n$  is the duration of the whole crop cycle. In the field,  $n$  is equal to 123, 100 and 82 days for Hybrid 1, M202 and N22, respectively; in the greenhouse,  $n$  is equal to 138 and 101 days for Hybrid 1 and N22, respectively.  $R$  (molCH<sub>2</sub>O plant<sup>-1</sup> crop cycle<sup>-1</sup>) is calculated according to the average light periodicity of 13.9 and 12 hours for GH2 and field, respectively.

- 4- The total biomass consumed by respiration is calculated according to the molar mass of  $\text{CH}_2\text{O}$ , as follows:

$$\text{BC} = \text{R} * \text{M}(\text{CH}_2\text{O})$$

where BC is the biomass consumed by the plant due to respiration during one crop cycle ( $\text{g plant}^{-1} \text{ crop cycle}^{-1}$ ), R is the respiration cumulated during one crop cycle and previously calculated ( $\text{molCH}_2\text{O plant}^{-1} \text{ crop cycle}^{-1}$ ), and  $\text{M}(\text{CH}_2\text{O})$  is the molar mass of  $\text{CH}_2\text{O}$  ( $\text{g mol}^{-1}$ ) calculated as follows:

$$\text{M}(\text{CH}_2\text{O}) = 12 + 1 * 2 + 16 = 30 \text{ g mol}^{-1}$$

- 5- The ratio of the biomass consumed by respiration relative to the above ground dry weight of the plant at maturity was calculated as follows:

$$\text{BC}\% = \frac{\text{BC}}{\text{ADW maturity}}$$

where BC is the biomass consumed by respiration at plant level during the whole crop cycle ( $\text{g plant}^{-1} \text{ crop cycle}^{-1}$ ) and ADW maturity is the above ground dry weight of the plant at maturity ( $\text{g plant}^{-1}$ ).

These calculations were done until flowering and until maturity. A potential dry matter was calculated as a sum of the dry matter determined at flowering or at maturity plus the dry matter loss by respiration from sowing to flowering or to maturity. The percentage of dry matter lost by respiration was then calculated as the dry matter lost by respiration divided by the potential dry matter.

### Statistical analysis

The significance of the effect of cultivar (C) and temperature (T) treatment on the plant performance, yield components, total biomass, parameters of plant development, respiration and assimilation was analyzed using a two-way ANOVA with R (version 2.15.2, R Foundation for Statistical Computing). When hypotheses of the ANOVA were not respected, especially the residual normality, the non-parametric test of Kruskal & Wallis was performed using the same software.

## Results

### Climatic conditions

Average day air-time temperature throughout the whole crop cycle was about 29°C for both temperature treatments across the three experiments (Table 1). A greater standard deviation was observed in the field because of natural variations of temperature. The PAR for the whole crop cycle was 34.6, 28.4 and 26.0 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> in the field, GH1 and GH2, respectively (Table 2). The relative humidity during the day was relatively stable at 77% in the field, 68% in GH1 and 63% (CT) and 56% (INT) in GH2. The resulting vapor pressure deficit (VPD) was 1.0 kPa (field), 1.3 to 1.4 kPa (GH1) and 1.4 to 1.9 kPa (GH2).

*Field night temperature.* Heating, programmed at 6pm (on) to 6am (off) matched adequately with sunset and sunrise with always less than 50 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> of PAR (photosynthetic active radiation) at 6am and 6pm and full night 30 min before 6am and after 6pm. At night, during the heating period (56 days) and despite some variability, mean NT increased by about 1.9°C in rings equipped with heaters compared to control rings (Figure 1, Table 1). Overall throughout the whole crop cycle, the increase in NT was about 1°C. Minimum temperature (always recorded at night) was less affected by heating as it increased by about 1.2°C during the heating period. All of these data were similar across cultivars although variation in crop phenology between cultivars caused variation in the crop stage at which heating occurred.

**Table 1:** Climatic data of experiments in the greenhouse at Montpellier (France) in 2012 (GH1) and 2013 (GH2), and in the field at IRRI (Philippines) in 2013. Mean day or night temperature stands for the average daily temperature of day or night. Minimum temperature stands for daily minimum temperature. Increased night temperature was imposed from 33 days after transplanting (field) or from transplanting (GH1 and GH2) to maturity (to mid-grain filling stage for Hybrid 1 in the field). Mean value ± SD.

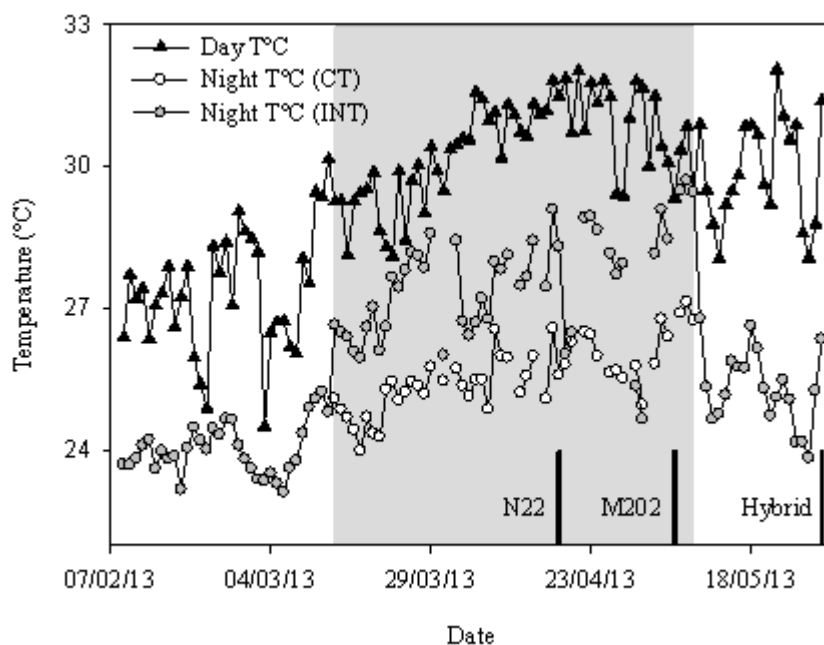
Experiment	Year	Cultivars	Temperature treatment	Mean temperature (°C)			Minimum temperature (°C)	
				Whole cycle		Heating period	Whole cycle	Heating period
				Day	Night	Night		
Field	2013	Hybrid 1	CT	29.4±1.8	25.0±1.0	25.6±0.7	23.5±1.0	23.9±1.1
			INT		25.9±1.8	27.5±1.2	24.1±1.5	25.1±1.4
		M202	CT	29.2±1.9	24.9±0.9	25.5±0.6	23.3±1.0	23.7±0.9
			INT		26.0±1.9	27.4±1.1	24.0±1.5	24.9±1.3
		N22	CT	28.8±1.8	24.7±0.9	25.3±0.6	23.2±0.9	23.6±0.9
			INT		25.6±1.8	27.3±0.9	23.8±1.4	24.9±1.1
GH1	2012	All	CT	28.8±0.9	21.4±1.0		20.8±0.6	
			INT	29.1±0.8	25.2±1.5		24.7±1.9	
GH2	2013	All	CT	29.1±0.3	21.1±0.1		20.9±0.1	
			INT	29.2±0.6	26.5±0.5		26.2±0.7	

**Table 2:** Climatic data of experiments in greenhouse at Montpellier (France) in 2012 (GH1) and 2013 (GH2), and in field at IRRI (Philippines) in 2013. Wind value represents the average speed of wind during the night from the start of heating to the maturity of the latest cultivar. PAR is the photosynthetic active radiation and VPD is the vapor pressure deficit. Mean value $\pm$ SD.

Experiment	Year	Temperature treatment	PAR	Relative humidity	VPD	Wind
			(mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	Day (%)	Day (kPa)	Night (m.s <sup>-1</sup> )
Field	2013	CT	34.6 $\pm$ 8.1	77 $\pm$ 6	1.0 $\pm$ 0.3	0.49 $\pm$ 0.20
		INT		77 $\pm$ 6	1.0 $\pm$ 0.3	
GH1	2012	CT	28.4 $\pm$ 8.2	68 $\pm$ 8	1.3 $\pm$ 0.3	-
		INT		68 $\pm$ 7	1.4 $\pm$ 0.5	-
GH2	2013	CT	26.0 $\pm$ 9.1	63 $\pm$ 11	1.4 $\pm$ 0.3	-
		INT		56 $\pm$ 9	1.9 $\pm$ 0.4	-

**GH night temperature.** In temperature controlled compartments, heating was established during the whole crop cycle. Mean NT was 21.4°C under CT and 25.2°C under INT (+3.8°C, GH1); and 21.1°C under CT and 26.5°C under INT (+5.4°C, GH2). Both mean NT and minimum temperature matched the range of temperature studied by Peng *et al.* (2004) with minimum temperature varying from 22 to 24°C in Peng's work and from 21 to 26°C in the present setup..

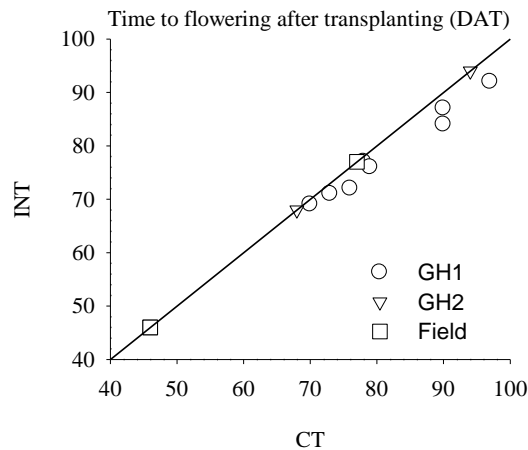
**Figure 1:** Time-course of temperatures from transplanting to the maturity of the latest cultivar in the field experiment, including day temperatures (black circles), night temperatures under CT (white circles) and INT (gray circles). The gray zone represents the heating period. Black bars represent the maturity date of each of the three cultivars.



## Phenology

In terms of absolute time, time to flowering was not affected by the INT treatment in the field and GH2 experiments, and was slightly later under INT than under CT in GH1 (Figure 2). These results were supported by phyllochron observations, with no significant change observed on the time to flag leaf and on the number of leaves appeared on the main stem (data not shown).



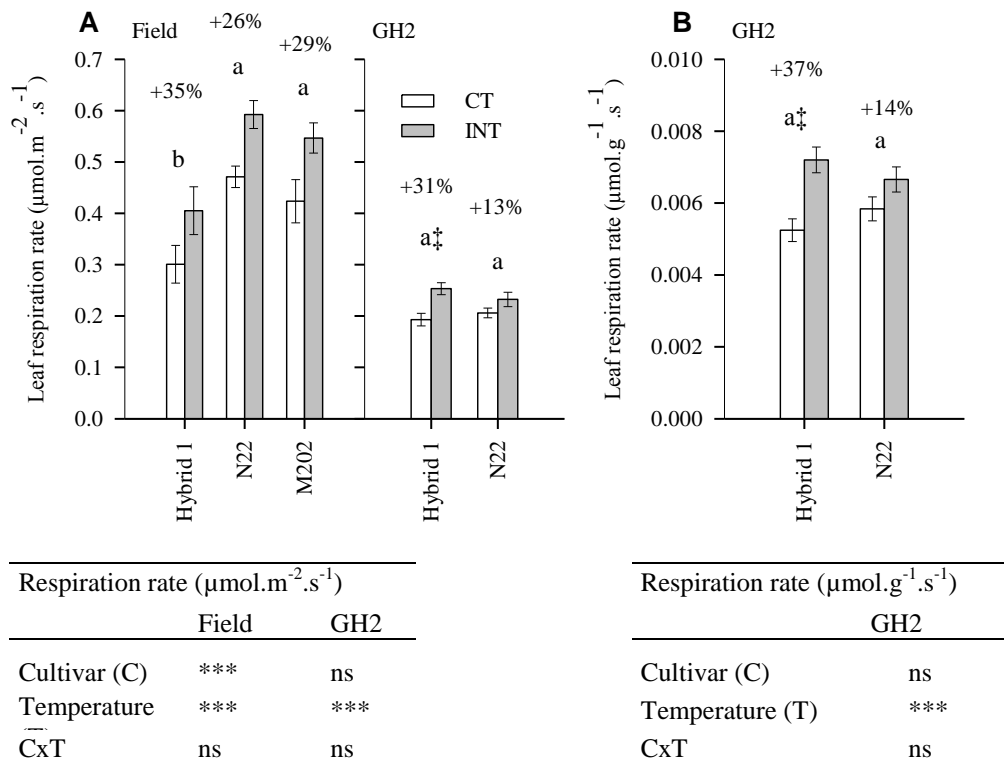


**Figure 2:** Time to flowering in terms of days after transplanting (DAT) for rice cultivars exposed to control treatment (CT) and increased night temperature (INT) in GH1(circles), GH2 (triangles) and the field (squares). Line represents the 1:1 regression.

### Leaf area-based and dry matter-based respiration rate, and specific leaf area

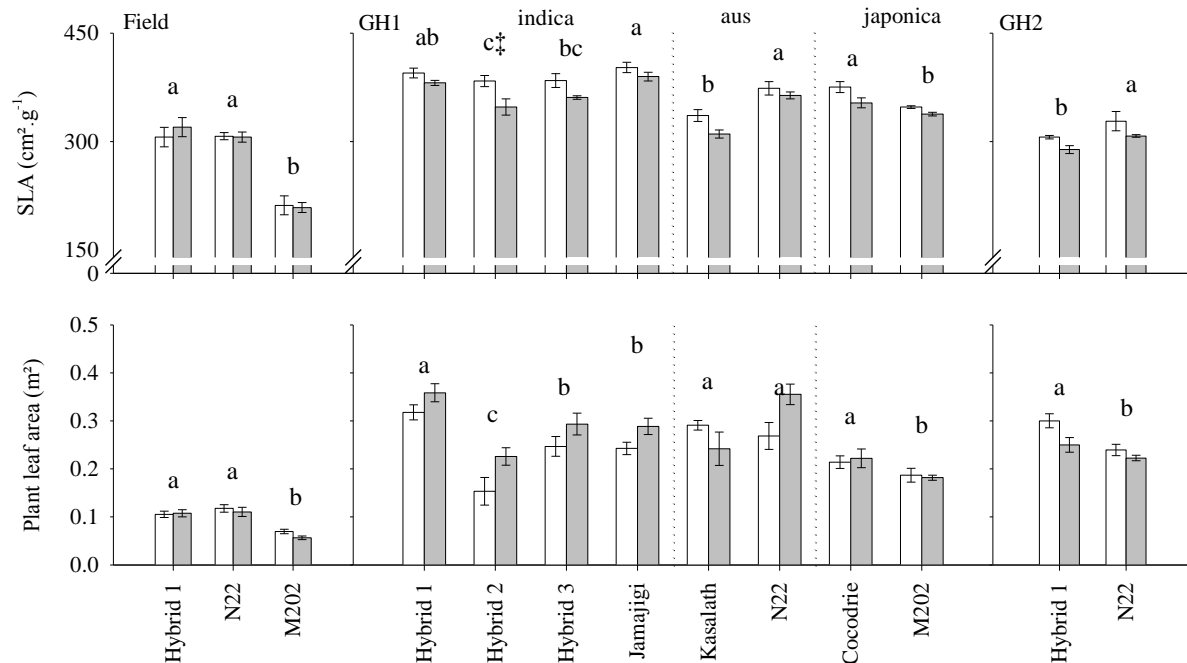
Leaf area-based night respiration rate was significantly higher under INT than CT in the field and in GH2 for the three cultivars considered here ( $P < 0.001$ , Figure 3A). For example, respiration rate with Hybrid 1 was  $0.30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (CT) and  $0.41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (INT) in the field, and  $0.19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (CT) and  $0.25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (INT) in GH2. In the field, these values are the means of four repetitions of one measurement distributed from early to late night. In GH2, these values are the means of 30 repetitions for Hybrid 1 and 26 for N22 distributed from early to late night. Overall, leaf area-based night respiration increased from 26 to 35% in the field, and from 13 to 31% in GH2, respective of the cultivar. In the field, respiration rate of Hybrid 1 was lower than that of N22 and M202, while it was similar to that of N22 in GH2 (Figure 3A). Whatever the cultivar, respiration rate was lower in GH2 than in the field, whereas measurements were performed at similar temperatures (between 25 and 26°C) but with contrasted radiation the previous day, with mean PAR of  $40.2 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  for field measurements and  $27.7 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  for GH2 measurements (data not shown).

Higher leaf area-based respiration with INT in GH2 was observed, however, with lower specific leaf area (SLA), which was reported at panicle initiation (Figure 4): SLA values for Hybrid 1 and N22 of  $289$  and  $308 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$  under INT were significantly lower than those of  $306$  and  $328 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$  under CT ( $P < 0.05$ ). This could not be checked in the field where the temperature treatment was imposed only from panicle initiation (Figure 4).



**Figure 3:** Leaf respiration rate based on leaf area (A) or dry matter (B) of Hybrid 1, N22 and M202 exposed to control (white bars, CT) and increased (gray bars, INT) night temperature from 33 days after transplanting (field) or transplanting (GH2) to respiration measurements. Different lower-case letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between cultivars, and the ‡ symbol indicates significant difference ( $P < 0.05$ ) between temperature treatments according to the post-hoc testing of Tukey-HSD. Results of the two-way ANOVA for the factors cultivar (C) and temperature (T) are presented. Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, and ns for  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.001$ , and  $P > 0.05$ , respectively. Error bars = SE.

To confirm the effect of INT on respiration, and because of variation in SLA with temperature treatment, dry matter-based respiration was calculated. Dry matter-based night respiration was also significantly higher under INT than CT in GH2, with an increase of 14% with N22 and 37% with Hybrid 1 ( $P < 0.001$ , Figure 3B). Significant reduction in SLA was also observed in GH1 (Figure 4) but with higher level of significance with indica plants ( $P < 0.001$ ) than aus and japonica plants ( $P < 0.05$ ). At the same time, a significant increase in plant leaf area with INT was only observed with indica plants in GH1 while there was no temperature effect with aus and japonica plants (Figure 4). This increase in plant leaf area was mainly the consequence of higher plant leaf number due to quicker leaf and tiller emergence rate (data not shown). In GH2, however, plant leaf area of the indica plant (Hybrid 1) decreased with INT. The decreasing trend of SLA under INT was confirmed at flowering for all genotypes and sites, including the field (data not shown).

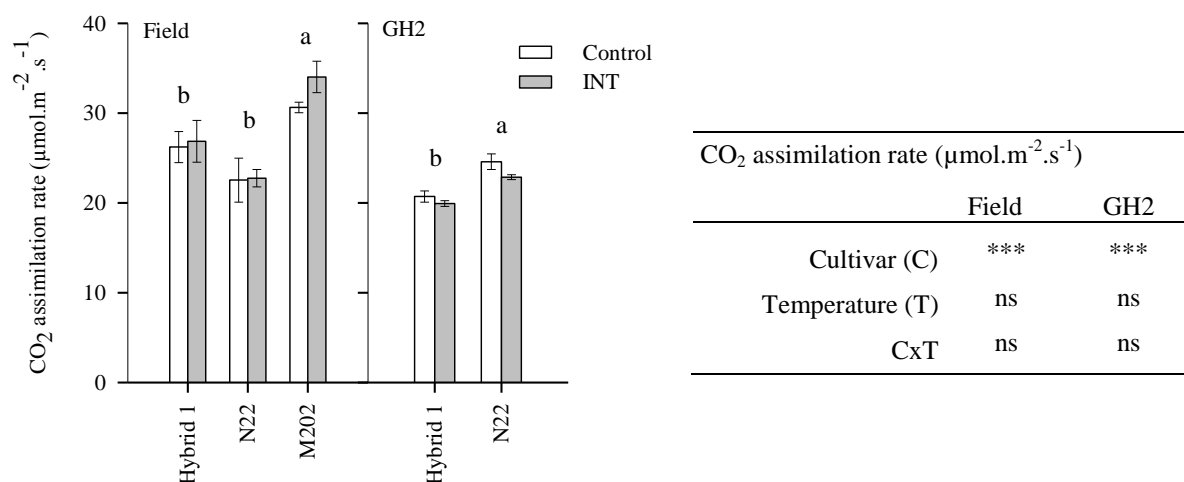


Experiment	Field			GH1									GH2		
Subspecies				indica			aus			japonica					
	C	T	CxT	C	T	CxT	C	T	CxT	C	T	CxT	C	T	CxT
Plant leaf area (m <sup>2</sup> )	***	ns	ns	***	**	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	**	ns	ns
SLA (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )	***	ns	ns	**	***	ns	***	*	ns	**	*	ns	*	*	ns

**Figure 4:** Plant leaf area and specific leaf area (SLA) at panicle initiation (GH1) and 33 days after transplanting (field) of indica (Hybrid 1, 2 and 3, Jamajigi), aus (Kasalath and N22) and japonica (Cocodrie and M202) rice cultivars exposed to control (white bars, CT) and increased (gray bars, INT) night temperature from 33 days after transplanting (field) or from transplanting (GH1 and GH2) to maturity (to mid-grain filling for Hybrid 1 in the field). Statistical analysis was done separately for each subspecies in GH1. Different lower-case letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between cultivars and the ‡ symbol indicates significant differences ( $P < 0.05$ ) between temperature treatments according to the post-hoc testing of Tukey-HSD. Results of the two-way ANOVA for the factors cultivar (C) and temperature (T) are presented in the table. Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, and ns for  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.001$ , and  $P > 0.05$ , respectively. Error bars = SE.

### Carbon assimilation under different NT

Assimilation rate of the plants studied for respiration rate the previous night was quantified to address any associated effect of the increase in night respiration observed in figure 2. Assimilation rate varied from 23 to 34  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  in the field and from 20 to 25  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  in GH2, depending on the cultivar, and was not significantly affected by higher respiration rate in the previous night ( $P > 0.05$ ) despite INT treatment of 1.9°C in the field and 5.4°C in GH2 (Figure 5). These rates were observed from 3 h after sun-rise to midday and were the mean of four measurements in the field (for the three cultivars) and eight (Hybrid 1) and six (N22) measurements in GH2.

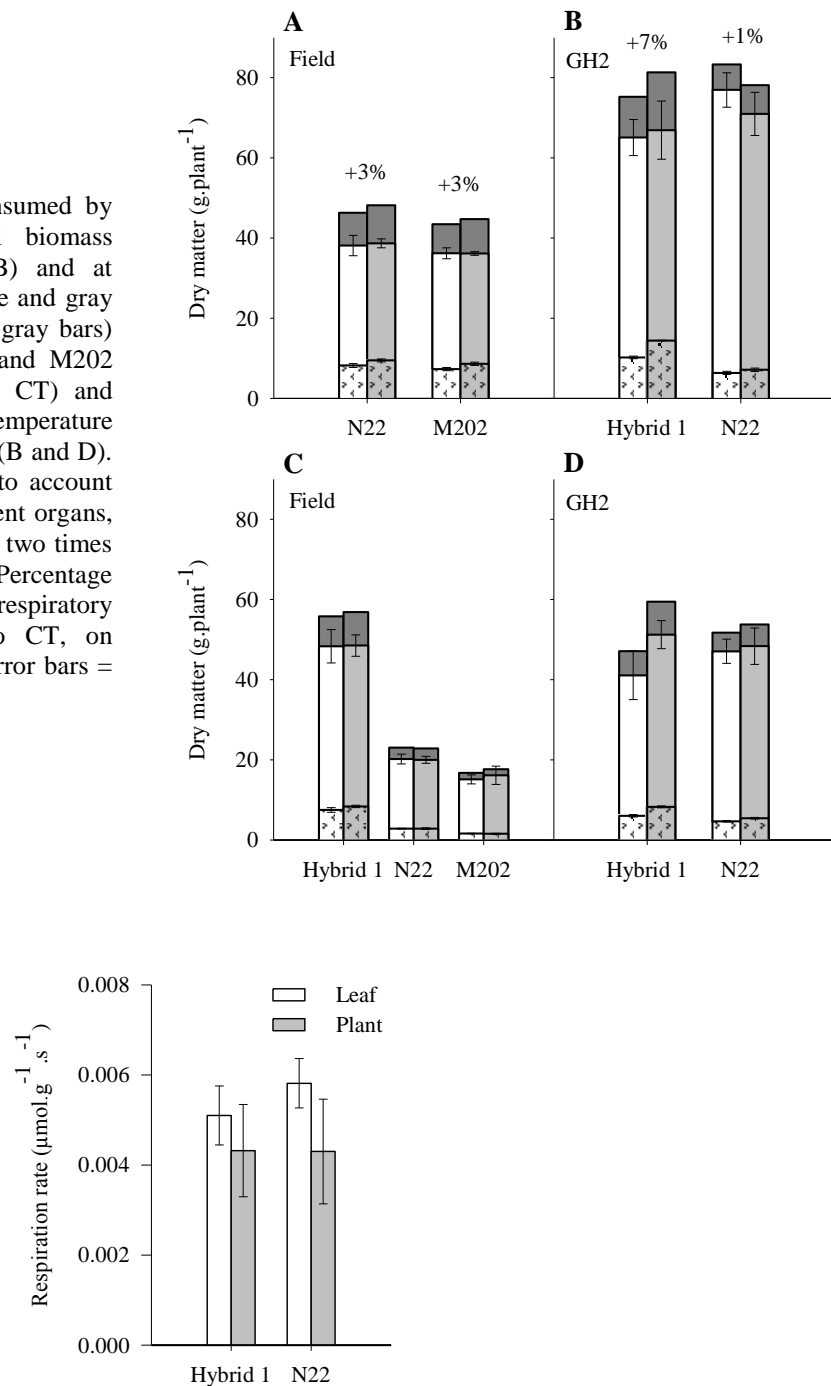


**Figure 5:** CO<sub>2</sub> assimilation rate of rice cultivars Hybrid 1, N22 and M202 subjected to control (white bars, CT) and increased (gray bars, INT) night temperature from 33days after transplanting (field) or transplanting (GH2) to CO<sub>2</sub> assimilation measurements. Different lower-case letters indicate significant differences (P < 0.05) between cultivars according to the post-hoc testing of Tukey-HSD. Results of the two-way ANOVA for the factors cultivar (C) and temperature (T) are presented. Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, and ns for P < 0.05, P < 0.01, P < 0.001, and P > 0.05, respectively. Error bars = SE.

### Biomass loss due to respiration under both thermal treatments

Biomass at maturity was not significantly affected by INT in the field and in GH2 (Figures 6A and B). The same observation was also valid for biomass at flowering (Figures 6C and D). The biomass of N22 was lower in the field than in GH2 where the N22 tall and thin plants may have been favored by the wind-free environment within the greenhouse. Since respiration was significantly increased by higher temperature (Figure 3), the effect of INT on the cost of respiration in biomass at the whole plant level was questioned and was estimated as follows. First, single leaf level respiration was confirmed as a good proxy for whole plant respiration: whole plant respiration of Hybrid 1 and N22 in GH2 was measured over the whole night and trends in variation of whole plant and single leaf respiration were similar (Figure 7). The large error bars for plant measurements were mainly due to a large difference in radiation level across night replications. Second, whole plant respiration can be estimated by considering that stem respiration is half leaf respiration: plant respiration rate was about 0.0043 μmol g<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> for both cultivars, was appreciably lower than leaf respiration rate, varying from 0.0051 to 0.0058 μmol g<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> with respect of cultivars (Figure 7), most likely because of the lower respiration rate of stems compared to leaves. Third, respiration rate for the whole plant cycle was computed in terms of grams of CH<sub>2</sub>O consumed without considering the biomass loss due to the respiration of the senescent tissues.

**Figure 6:** Estimated biomass consumed by respiration (dotted bars), actual biomass measured at maturity (A and B) and at flowering (C and D) (straight white and gray bars) and potential biomass (dark gray bars) of rice cultivars Hybrid 1, N22 and M202 subjected to control (white bars, CT) and increased (gray bars, INT) night temperature in the field (A and C) and in GH2 (B and D). These estimations did not take into account the respiration of dead and senescent organs, and assumed that the respiration is two times lower in stems than in leaves. Percentage values represent the cumulative respiratory burden under INT compared to CT, on potential dry matter at maturity. Error bars = SE.



**Figure 7:** Respiration rate of rice accessions Hybrid 1 and N22 at leaf level (white bars) or plant level (gray bars). In both cases, data were collected during reproductive and early grain filling phases. Error bars = SE.

In the field, the extrapolated cost of night respiration in terms of biomass computed from sowing to maturity varied from 7.3 g plant<sup>-1</sup> for M202 under CT to 9.5 g plant<sup>-1</sup> for N22 under INT (Figure 6A). In GH2, it varied from 6.3 g plant<sup>-1</sup> for N22 under CT to 14.4 g plant<sup>-1</sup> for Hybrid 1 under INT (Figure 6B). Overall, whatever the cultivar night respiration loss in the field represented 17 to 18% of the potential biomass at maturity (biomass at maturity + biomass loss by night respiration) under CT and 19 to 20% under INT, while in GH2, it represented 8 to 14% under CT and 9 to 18% under INT. Although the percentage of

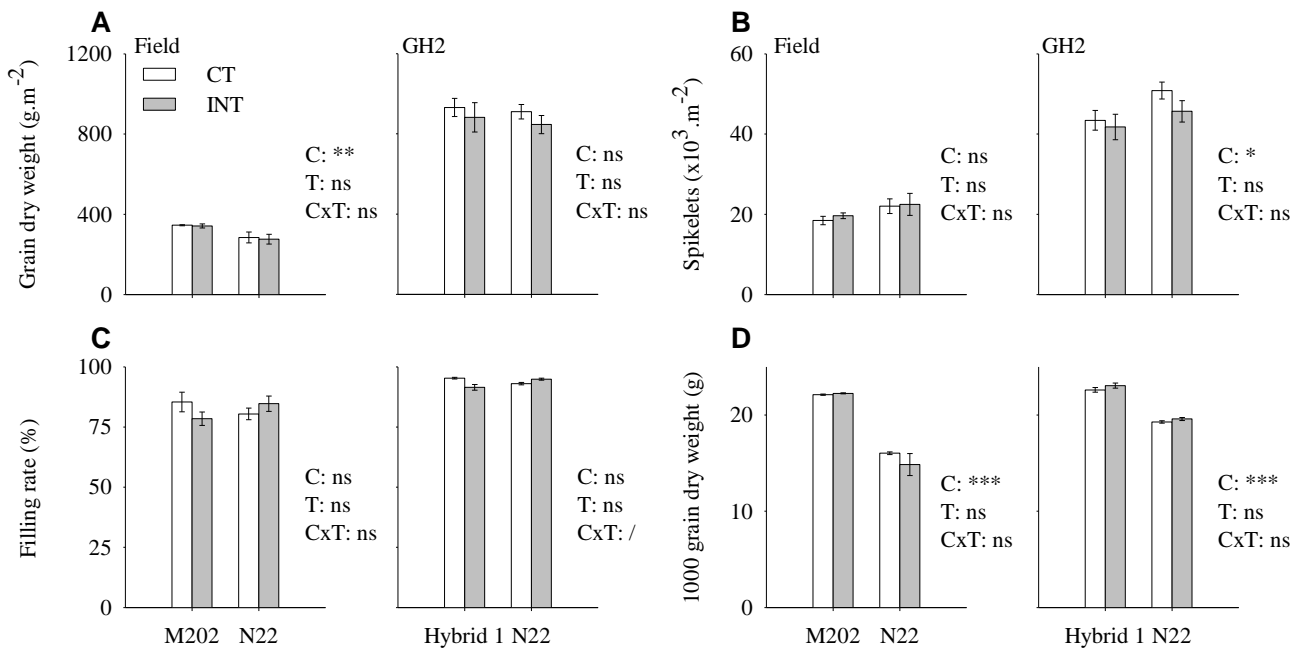
biomass loss through respiration was substantial, the effect of INT on biomass loss was small: the percentage of biomass loss at maturity under INT was 3% higher than that under CT in the field and 7 and 1% higher than that under CT for Hybrid 1 and N22 in GH2, respectively (Figures 6A and B). When computed from sowing to flowering, the cost of night respiration was between 1.5 and 8.3 g plant<sup>-1</sup> in both field and GH2 experiments (Figures 6C and D). This represents 9 to 14% of the potential biomass at flowering, with the effect of INT on biomass loss also small.

### Effect of increased minimum temperature on plant performance

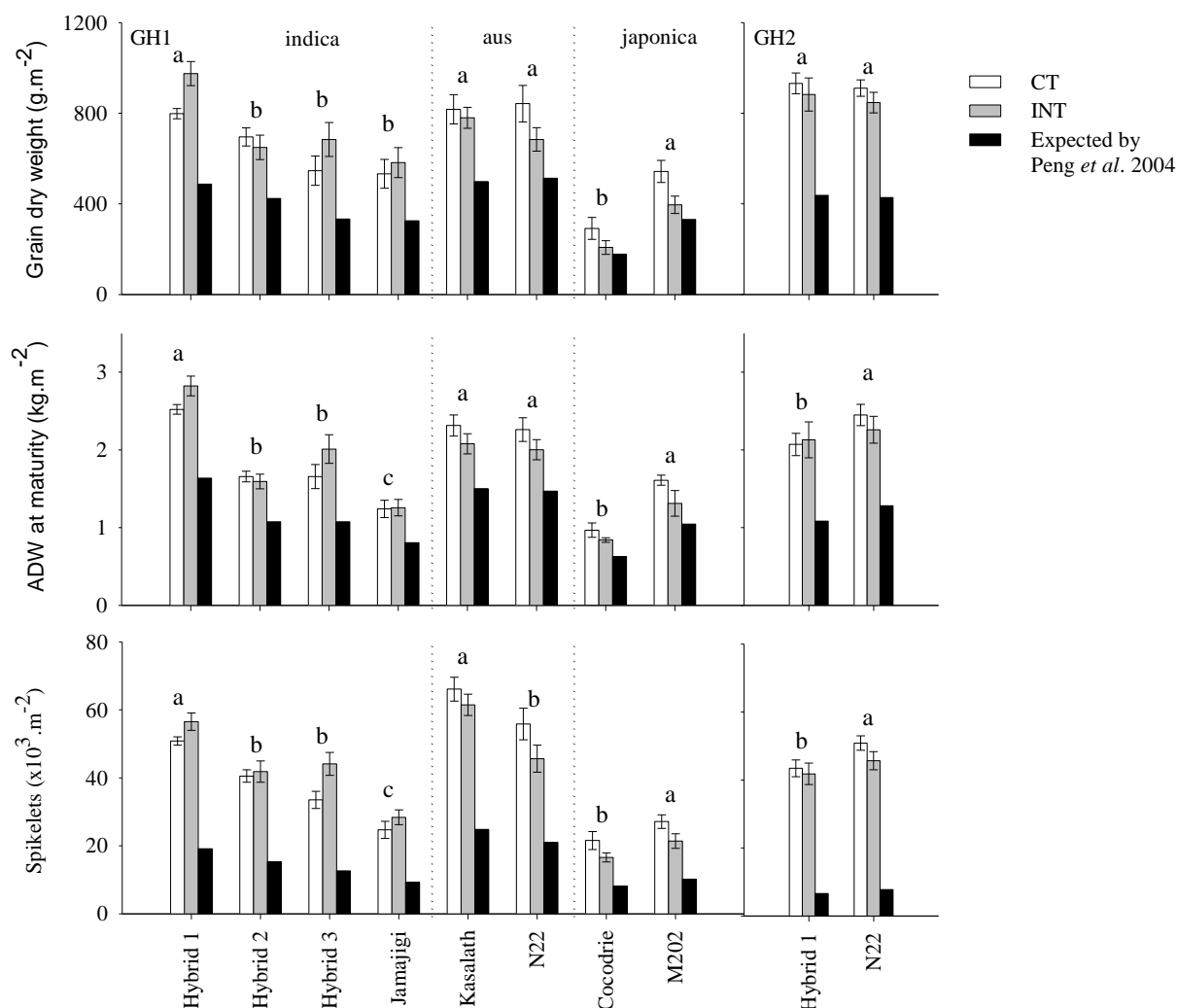
Grain dry weight per unit area and main yield components were compared between CT and INT in the field and in GH2 (Figure 8) to confirm the absence of night temperature effect as observed on plant biomass (Figure 6). Unfortunately, grain dry weight values of Hybrid 1 in the field were about half the values expected and already reported for the same variety in previous field works (Jagadish *et al.*, unpublished data; Lafarge *et al.*, unpublished data). This may have been caused by a combination of limited nitrogen application (because nitrogen application of Hybrid 1, 150 kg ha<sup>-1</sup> in total as for N22, was conducted in reference to the phenology of N22, the last application unfortunately occurred a month before flowering) and bird damages as this was the last crop standing in the field at that time of the year (end of May) due to the late trans-planting. Values related to Hybrid 1 data in the field after flowering were then removed from this analysis. Neither grain dry weight (Figure 8A), nor yield components as spikelet number (Figure 8B), filling rate percentage (Figure 8C) and 1000 grain dry weight (Figure 8D), were significantly affected by INT, in the field for N22 and M202 and in GH2 for Hybrid 1 and N22. As reported with biomass in figure 6, values of N22 measured in the field were generally lower than those measured in the greenhouse. The absence of a temperature effect on grain production and yield components was also observed with the eight varieties studied within GH1 experiment, except with the filling rate percentage with indica plants and the 1000 grain dry weight with japonica plants for which a low level of significance of the temperature effect was reported (data not shown).

Grain dry weight of indica and aus cultivars in GH experiments was not significantly reduced by INT in the range of 3.8 to 5.4°C ( $P > 0.05$ , Figure 9), despite a significant increase in spikelet number of indica in GH1 (Figure 9). In GH1, there was even a substantial but non-significant increase in grain dry weight in INT for Hybrid 1 and Hybrid 3. In contrast, a significant decrease was observed for japonica cultivars, with grain dry weight values of 543 g m<sup>-2</sup> (CT) and 396 g m<sup>-2</sup> (INT) for M202 ( $P < 0.05$ , Figure 9). This decrease was associated with a significant reduction in the number of spikelets per unit area (Figure 9). The number of spikelets was reduced from  $22 \times 10^3$  to  $17 \times 10^3$  spikelets m<sup>-2</sup> for Cocodrie, and  $27 \times 10^3$  to  $21 \times 10^3$  spikelets m<sup>-2</sup> for M202 under CT and INT, respectively ( $P < 0.05$ , Figure 9). A similar trend was observed with N22. The significant reduction in the 1000 grain dry weight with japonica cultivars ( $P < 0.05$ , Figure 8D) also contributed to the decrease in grain dry weight. The data reported in this study under INT in GH1 and GH2 trials were compared to estimated data based on the postulate published by Peng *et al.* (2004), where the authors concluded that there is at maturity a 10, 9 and 16% reduction in grain dry weight,

aboveground dry weight and number of spikelets, respectively, for each 1°C increase in night temperature. For each cultivar and each trial, the estimated data were far below the actual data measured in this study: for example in GH2, the estimated data was about 430 g m<sup>-2</sup> for both cultivars whereas the measured data was about 915 g m<sup>-2</sup> (Figure 9). This questions the validity of Peng's postulate even though this one was determined from field data and was applied to greenhouse data here.



**Figure 8:** Grain dry weight, spikelets per square meter, filling rate percentage and 1000 grain dry weight at maturity of indica (Hybrid 1), aus (N22) and japonica (M202) rice cultivars subjected to control (white bars, CT) and increased (gray bars, INT) night temperature from transplanting to maturity (GH2) or from 33 days after transplanting to maturity (to mid-grain filling for Hybrid 1) (field). Results of the two-way ANOVA for the factors cultivar (C) and temperature (T) are presented. Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, and ns for  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.001$ , and  $P > 0.05$ , respectively. “/” stands for “unknown” in cases where the statistical analysis used the Kruskal & Wallis non-parametric test because the normality of residue of ANOVA was not observed. Error bars = SE.



Experiment	GH1						GH2					
	Subspecies											
	indica			aus			japonica					
	C	T	CxT	C	T	CxT	C	T	CxT	C	T	CxT
Grain dry weight (g.m <sup>-2</sup> )	***	ns	ns	ns	ns	ns	***	*	ns	ns	ns	ns
ADW at maturity (kg.m <sup>-2</sup> )	***	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	*	ns	ns
Spikelets (x10 <sup>3</sup> .m <sup>-2</sup> )	***	**	ns	**	ns	ns	**	*	ns	*	ns	ns

**Figure 9:** Grain dry weight, above ground dry weight (ADW) at maturity, and spikelets per square meter of indica (Hybrid 1, 2 and 3, Jamajigi), aus (Kasalath and N22) and japonica (Cocodrie and M202) rice cultivars subjected to control (white bars, CT) and increased (gray bars, INT) night temperature from transplanting to maturity. Black bars represent the expected values based on the observation of Peng *et al.* (2004) with -10% of grain yield, -9% of ADW at maturity and -16% of spikelets per square meter per each 1°C increase in minimum night temperature. Statistical analysis was done separately for each subspecies in GH1. Different lower-case letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between cultivars according to the post-hoc testing of Tukey-HSD. Results of the two-way ANOVA for the factors cultivar (C) and temperature (T) are presented in the table. Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, and ns for  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.001$ , and  $P > 0.05$ , respectively. Error bars = SE.



## Discussion

### Night respiration and carbon assimilation

Significant increase in leaf respiration rate at night under moderate increase in NT was observed in the present study from 0.10 to 0.12  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  in the field, and from 0.03 to 0.06  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  in the greenhouse. This corresponds to an increase of 13 to 35% of control values. These results were observed on cultivars from three different subspecies (indica, aus and japonica) contrasting in terms of yield potential (three indica hybrids included) and architecture (semi dwarf vs. tall plants), under increased mean night temperature of about 2°C in the field, from 3.8 to 5.4°C in the greenhouse respective of the trial. This is in line with the increase in night respiration by 27% at early-grain filling stage reported by Mohammed and Tarpley (2009b) for rice, even though NT was higher in this study (32°C compared to 27°C), and by Loka and Oosterhuis (2010) for cotton under NT of 28°C, for 4 h per night during two weeks, compared to 20°C. In the present study, the leaf respiration values are solid in the sense that they were measured systematically at night, in large chambers to minimize bias due to leakages, and their trends of variation across cultivars was similar to that measured at the whole plant level. As specific leaf area varied in this study, dry weight-based respiration was calculated and varied also from 14 to 37% in GH2, confirming the effect of INT on respiration.

The increase in night leaf respiration rate, in response to INT, is expected to consume more carbohydrates in the leaf and to modify the overall carbon balance, e.g. by a decrease of the total non-structural carbohydrate pools at sunrise (Turnbull *et al.*, 2002). At the same time, no change in assimilation rate per unit leaf area was observed in the present study whatever the cultivar and the environment, which is in agreement with Frantz *et al.* (2004). Overall, the increase in respiration associated with the stability in assimilation is assumed to have reduced carbohydrate content in the plant and affected biomass accumulation. Specific leaf area was, however, significantly lower under INT for all cultivars in greenhouse conditions, with the same trend observed under field conditions at flowering, and plant leaf area increased under INT for indica cultivars in GH1. This increase was associated with a small increase in leaf number per tiller (data not shown) probably in response to the slight delay in phenology reported here. Considering that night respiration increased under INT but dry matter production did not decrease, at least in the indica materials (which are the more relevant group in the tropics), transient remobilization from organs like roots or stems may have occurred to generate lower SLA that may have finally been a contributing factor, with the higher plant leaf area, to greater assimilation rate at plant level. Nevertheless, leaf assimilation rate was measured during the morning only, so this data cannot be scaled up to the canopy and whole day level.

At similar mean night temperature, leaf respiration rate under field conditions (25°C CT) was higher than that under greenhouse conditions (26°C INT). This can possibly be explained by (i) higher radiation levels in the field, probably inducing higher accumulation of carbohydrates through increased photosynthesis; and (ii) the greater short-term fluctuations of

environment in the field such as radiation, vapor pressure deficit and wind, requiring physiological adjustments that consume energy.

### **Increased NT did not affect grain production of indica and aus cultivars**

Grain production for M202 and N22, and biomass at flowering for Hybrid 1, M202 and N22, was not significantly affected under field conditions by an increase of about 2°C in mean NT measured at canopy level in this study. This result is in conflict with the findings of Peng *et al.* (2004, for indica cv. IR72) and Welch *et al.* (2010) who observed a significant negative effect of INT in the field, with a decrease in yield by about 10% for each degree Celsius increase in NT (Peng *et al.* 2004). The open heating system setup in the field generated nearly 2°C increase in night air temperature at canopy level from around panicle initiation to maturity. It may also have increased the soil temperature (Gaihre *et al.*, 2014), however, in as maller extent. In the present setup, the soil was isolated from the air by five centimeters of water and the canopy was closed from panicle initiation onwards. Thus, air temperature increase under INT treatment might have been smaller at lower canopy level than at the top (Jagadish *et al.*, unpublished data), partly explaining the absence of a significant yield effect. At the whole crop cycle level, mean NT was increased by 0.9°C and mean minimum NT by 0.6°C which can also explain the absence of a significant yield effects compared to results of Peng *et al.* (2004). Yet, under greenhouse conditions, grain production of indica and aus cultivars in GH1 and GH2 was also not affected by an increase in NT of 3.8 to 5.4°C during the whole crop cycle, and was even appreciably increased with some genotypes. These results confirmed the observations of Ziska and Manalo (1996, cv. IR72) under 29/21°C, 29/25°C and 29/29°C day/night temperature conditions, and of Shi *et al.* (2012, cv. N22) under 22°C (CT) and 28°C (high NT) who reported no significant change in grain yield. In contrast to indica and aus cultivars, grain production under INT in greenhouse of japonica cultivars Cocodrie and M202 was significantly reduced. This is in agreement with Mohammed and Tarpley (2009a, cv. Cocodrie) who used temperatures as high as 27°C (CT) and 32°C (high NT), and with Shi *et al.* (2012, cv. Gharib) which is related to the japonica group as reported by Glaszmann (1987) who used 22°C (CT) and 28°C (high NT).

### **Pre-floral phase is sensitive to increase in NT for Cocodrie and M202**

The change in the number of spikelets per square meter with INT was similar to change in grain production, appreciably increasing with indica ecotypes in GH1, and significantly decreasing with japonica ecotypes in GH1, whereas filling rate and 1000 grain dry weight were not significantly affected. This suggests that the reproductive, pre-floral phase of the indica and japonica cultivars was susceptible to INT, whereas it was reported to be unaffected by Welch *et al.* (2010). The observation of the present study is reinforced by the findings of Shi *et al.* (2012) under field conditions, and of Cheng *et al.* (2009) and Counce *et al.* (2005) in controlled-environment chambers, who reported that the 1000 grain dry weight was not affected.

### **Higher respiration rate under increased NT did not affect biomass**

The decline in grain dry weight for japonica cultivars under greenhouse conditions reported here was indeed similar to that reported by Peng *et al.* (2004) in the field for IR72 (indica). However, no yield decrease under INT was observed for indica cultivars in the present study, which is the dominant genetic group for irrigated rice in the tropics. The negative correlation between yield and increased NT within a 22 to 24°C NT range for cv. IR72 (indica) reported by Peng *et al.* (2004) is thus either genotype specific or did not reflect direct causal relationships. Negative effects of increased NT on grain production were also reported for indica cultivar IR72 by Cheng *et al.* (2009) in controlled-environment chambers under 32/32°C day/night temperature, whereas an increase in grain yield was reported with the same cultivar between conditions of 28/21°C (CT) and 30/28°C (INT) in controlled-environment chambers (Glaubitx *et al.*, 2014). These differential effects of increased NT can probably be explained by the status of growing conditions, such as (i) the differences in the absolute NT value per se, and (ii) the occurrence of confounding effects like the combination of elevated NT together with elevated day temperature (Peng *et al.*, 2004; Glaubitx *et al.*, 2014) (iii) the absence of any thermal amplitude between day and night (Cheng *et al.*, 2009; Mohammed and Tarpley, 2009a; Kanno and Makino, 2010), (iv) conditions with even NT higher than day temperature (Morita *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2011). In the present study, confounding effects between climate components were avoided and growing conditions typical of the humid tropics were used, with a minimum of 3°C of day/night thermal amplitude. In addition, the NT treatments were based on the results of (i) Welch *et al.* (2010) who recorded NT in the field between 20.9 and 24.6°C in the last decades at seven sites in South East Asia, and (ii) Chotamonsak *et al.* (2011) whose climate projections suggested an increase in NT by up to 3°C by 2050. In contrast, many published studies dealing with the effect of increased NT involved treatments as warm as 28°C (Shi *et al.*, 2012), 32°C (Cheng *et al.*, 2009; Mohammed and Tarpley, 2009a) and 34°C (Morita *et al.*, 2005). It has been reported, however, that critical NT for growth with rice is about 28°C or higher, under the actual ambient CO<sub>2</sub> concentration. Such a critical NT might also depend on cultivar and day temperature (Ziska and Manalo, 1996).

### **Biomass cost of respiration**

An assessment of the impact of INT on the overall respiration cost of the plant at night was conducted in terms of dry matter. The greatest difference between CT and INT was observed for Hybrid 1 in GH2 with an increase of 4.2 g consumed per plant under INT during the whole crop cycle. This difference was only 0.14 kg m<sup>-2</sup> compared to the total above ground dry weight measured at maturity of 2.07 kg m<sup>-2</sup> (CT) and 2.13 kg m<sup>-2</sup> (INT) for Hybrid 1. This difference corresponded to a cumulative respiratory burden under INT of 7% of final potential dry matter, which was reported in GH2 with the highest increase of NT of about 5°C. In the case of the field (M202 and N22) and of N22 in GH2, the cumulative respiratory burden under INT was even as low as 3 and 1% of final potential dry matter, respectively. Despite the significant effect of INT on respiration, the respiration cost in terms of dry matter in this study was quite low, even negligible in some cases.

The overall biomass consumed by night respiration during the whole crop cycle was estimated at 17 to 20% in field, and at 8 to 18% in GH2 of the potential dry matter at maturity (ranges represent genotypic and NT differences). Consequently, night respiration constituted a high and variable proportion of the crop's global carbon balance with temperature being only one of many factors. Ingram *et al.* (1991) found night respiration rates of the rice canopy to be a constant fraction of crop nitrogen content but not of dry matter. Effects of environmental factors were, however, not studied here. More research is needed to assess to what extent (i) the high NT effect on night respiration can be offset by increased carbon assimilation, as suggested in this study; and (ii) this respiration cost is productive (growth respiration) or serves maintenance under different temperature conditions. In the light of the present results, however, the rice yield decline reported by Peng *et al.* (2004) under increased minimum NT was probably caused by other factors, and not by increased NT effects on crop respiration.

Common rice crop models like ORYZA2000 (Bouman *et al.*, 2001) assume an exponential increase of maintenance costs as temperature increases, which is not compensated by changes in carbon assimilation rates. Such models thus predict growth and yield losses under increased NT, even in the absence of the commonly established high temperature effects on spikelet sterility. Ongoing research investigates different functional components of rice night respiration, the distinction between growth and maintenance respiration, and their response to temperature and radiation levels. This information is needed to improve crop models giving more accurate predictions of effects of global warming on rice production. A dissociation of night respiration into its maintenance and growth components will not be attempted here.

## ***Acknowledgments***

Financial support was provided by Bayer CropScience (Gent, Belgium), the Centre International de Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD, Montpellier, France) and the Federal Ministry for Economic Cooperation and Development (Germany). The authors would like to thank the technical support by staff of CIRAD and the International Rice Research Institute (IRRI, Los Baños, Philippines). Lastly, we thank Bruce Kimball for T-FACE support and Vincent Allard and David Cormier for providing the whole plant chamber facility.

## References

- Alward RD, Detling JK, Milchunas DG.** 1999. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science* **283**, 229-231.
- Atkin OK, Evans JR, Siebke K.** 1998. Relationship between the inhibition of leaf respiration by light and enhancement of leaf dark respiration following light treatment. *Functional Plant Biology* **25**, 437-443.
- Bouman BAM, Kropff MJ, Tuong TP, Wopereis MCS, Ten Berge HFM, Van Laar HH.** 2001. ORYZA2000: modeling lowland rice. *International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, and Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands.*
- Cheng W, Sakai H, Yagi K, Hasegawa T.** 2009. Interactions of elevated [CO<sub>2</sub>] and night temperature on rice growth and yield. *Agric. For. Meteorol.* **149**, 51–58.
- Chi YG, Xu M, Shen RC, Wan SQ.** 2013a. Acclimation of leaf dark respiration to nocturnal and diurnal warming in a semiarid temperate steppe. *Functional Plant Biology* **40**, 1159-1167.
- Chi YG, Xu M, Shen RC, Yang QP, Huang BR, Wan SQ.** 2013b. Acclimation of Foliar Respiration and Photosynthesis in Response to Experimental Warming in a Temperate Steppe in Northern China. *Plos One* **8**, 13.
- Chotamonsak C, Salathe EP, Jr., Kreasuwan J, Chantara S, Siriwitayakorn K.** 2011. Projected climate change over Southeast Asia simulated using a WRF regional climate model. *Atmospheric Science Letters* **12**, 213-219.
- Counce PA, Bryant RJ, Bergman CJ, Bautista RC, Wang YJ, Siebenmorgen TJ, Moldenhauer KAK, Meullenet JFC.** 2005. Rice milling quality, grain dimensions, and starch branching as affected by high night temperatures. *Cereal Chemistry* **82**, 645-648.
- Daudet FA.** 1987. Un système simple pour la mesure in situ des échanges gazeux de couverts végétaux de quelques mètres carrés de surface foliaire. *Les Ulis, FRANCE: EDP Sciences.*
- Easterling DR, Horton B, Jones PD, Peterson TC, Karl TR, Parker DE, Salinger MJ, Razuvayev V, Plummer N, Jamason P, Folland CK.** 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* **277**, 364-367.
- Frantz JM, Cometti NN, Bugbee B.** 2004. Night temperature has a minimal effect on respiration and growth in rapidly growing plants. *Annals of Botany* **94**, 155-166.
- Gaihre YK, Wassmann R, Tirol-Padre A, Villegas-Pangga G, Aquino E, Kimball BA.** 2014. Seasonal assessment of greenhouse gas emissions from irrigated lowland rice fields under infrared warming. *Agriculture Ecosystems & Environment* **184**, 88-100.
- Glaszmann JC.** 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor Appl Genet* **74**, 21-30.
- Glaubitx U, Li X, Koehl KI, van Dongen JT, Hinch DK, Zuther E.** 2014. Differential physiological responses of different rice (*Oryza sativa*) cultivars to elevated night temperature during vegetative growth. *Functional Plant Biology* **41**, 437-448.
- Ingram KT, Dingkuhn M, Novero RP, Wijangco EJ.** 1991. Growth and CO<sub>2</sub> assimilation of lowland rice in response to timing and method of N fertilization. *Plant and Soil* **132**, 113-125.
- IPCC.** 2013. Climate change 1013: The Physical Science Basis.

- Kanno K, Mae T, Makino A.** 2009. High night temperature stimulates photosynthesis, biomass production and growth during the vegetative stage of rice plants. *Soil Science and Plant Nutrition* **55**, 124-131.
- Kanno K, Makino A.** 2010. Increased grain yield and biomass allocation in rice under cool night temperature. *Soil Science and Plant Nutrition* **56**, 412-417.
- Karl TR, Kukla G, Razuvayev VN, Changery MJ, Quayle RG, Heim RR, Easterling DR, Fu CB.** 1991. Global Warming - Evidence for Asymmetric Diurnal Temperature-Change. *Geophysical Research Letters* **18**, 2253-2256.
- Kimball BA, Conley MM, Wang S, Lin X, Luo C, Morgan J, Smith D.** 2008. Infrared heater arrays for warming ecosystem field plots. *Global Change Biology* **14**, 309-320.
- Li H, Chen Z, Hu M, Wang Z, Hua H, Yin C, Zeng H.** 2011. Different effects of night versus day high temperature on rice quality and accumulation profiling of rice grain proteins during grain filling. *Plant Cell Reports* **30**, 1641-1659.
- Loka DA, Oosterhuis DM.** 2010. Effect of high night temperatures on cotton respiration, ATP levels and carbohydrate content. *Environmental and Experimental Botany* **68**, 258-263.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2009a. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**, 999-1008.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2009b. Impact of High Nighttime Temperature on Respiration, Membrane Stability, Antioxidant Capacity, and Yield of Rice Plants. *Crop Science* **49**, 313-322.
- Morita S, Yonemaru J, Takanashi J.** 2005. Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany* **95**, 695-701.
- Nagarajan S, Jagadish SVK, Prasad ASH, Thomar AK, Anand A, Pal M, Agarwal PK.** 2010. Local climate affects growth, yield and grain quality of aromatic and non-aromatic rice in northwestern India. *Agriculture Ecosystems & Environment* **138**, 274-281.
- Peng SB, Huang JL, Sheehy JE, Laza RC, Visperas RM, Zhong XH, Centeno GS, Khush GS, Cassman KG.** 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**, 9971-9975.
- Shi W, Muthurajan R, Rahman H, Selvam J, Peng S, Zou Y, Jagadish KSV.** 2012. Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. *New Phytologist* **197**, 825-837.
- Turnbull MH, Murthy R, Griffin KL.** 2002. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant Cell and Environment* **25**, 1729-1737.
- Welch JR, Vincent JR, Auffhammer M, Moya PF, Dobermann A, Dawe D.** 2010. Rice yields in tropical/subtropical Asia exhibit large but opposing sensitivities to minimum and maximum temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 14562-14567.
- Ziska LH, Manalo PA.** 1996. Increasing night temperature can reduce seed set and potential yield of tropical rice. *Australian Journal of Plant Physiology* **23**, 791-794.

## Chapitre 2

# Effect of carbohydrates and night temperature on night respiration in rice

---

Peraudeau Sébastien<sup>a</sup>, Lafarge Tanguy<sup>a</sup>, Roques Sandrine<sup>a</sup>, O. Quiñones Cherry<sup>b</sup>, Clément-Vidal Anne<sup>a</sup>, Ouwerkerk B.F. Pieter<sup>c</sup>, Van Rie Jeroen<sup>c</sup>, Fabre Denis<sup>a</sup>, Jagadish S.V. Krishna<sup>b</sup>, Dingkuhn Michael<sup>a,b,\*</sup>

<sup>a</sup> CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France

<sup>b</sup> International Rice Research Institute (IRRI), Crop and Environment Science Division (CESD), DAPO Box 7777 Metro Manila, Philippines

<sup>c</sup> Bayer CropScience NV, Innovation Center, Technologie park 38, B-9052 Gent, Belgium

\* Corresponding author. Email: [m.dingkuhn@irri.org](mailto:m.dingkuhn@irri.org) ; +63 2 580 5600

Accepted with minor revisions on **February 03, 2015** to **Journal of Experimental Botany**

**Keywords.** *Oryza sativa* L.; Maintenance and growth respiration; Starch; Soluble Sugars; Shading; Acclimation; Q<sub>10</sub>.

### ***Avant-propos***

Dans le chapitre 1, la respiration nocturne a été augmentée significativement suite à l'augmentation de la température nocturne, sans induire de diminution significative de la production de biomasse et de grains. Dans ce deuxième chapitre, une analyse plus fine de la respiration et notamment de son lien avec la température nocturne et la disponibilité en carbohydrates est présentée. La quantification du coût de la respiration de maintenance (composante de la respiration directement affectée par la température) et de sa réponse à l'augmentation de la température nocturne y sont présentées.

## Abstract

Global warming causes night temperature (NT) to increase faster than day temperature in the tropics. According to crop growth models, respiration incurs loss of 40-60% of photosynthate. The thermal sensitivity of night respiration ( $R_n$ ), will thus reduce biomass. We investigated instantaneous and acclimated effects of NT on  $R_n$  of leaves and seedlings of two rice cultivars having variable level of carbohydrates, induced by exposure to different light intensity on the previous day. Experiments were conducted in a greenhouse and growth chambers with  $R_n$  measured on youngest fully expanded leaves or whole seedlings. Dry-weight based  $R_n$  was 2.6-fold greater for seedlings than leaves. Leaf  $R_n$  was linearly related to starch (positive intercept) and soluble sugar concentration (zero intercept). Increased NT caused higher  $R_n$  at given carbohydrate concentration. The change of  $R_n$  at NT increasing from 21 to 31°C was 2.4-fold for instantaneous response but 1.2 to 1.7 after acclimation. The maintenance component of  $R_n$  ( $R_m'$ ), estimated by assimilate starvation, averaged 28% in seedlings and 34% in leaves, with no significant thermal effect on this ratio. Acclimated effect of increased NT on  $R_m'$  across experiments was 1.5-fold for a 10°C increase in NT. No cultivar differences were observed in  $R_n$  or  $R_m'$  responses. Results suggest that the commonly used  $Q_{10}=2$  rule overestimates thermal response of respiration, and  $R_n$  largely depends on assimilate resources.

## Introduction

Mitochondrial respiration is an important component of plant and crop carbon balance and productivity, fuelling growth and maintenance processes (Penning de Vries 1972; McCree 1982; see review Amthor 2000). It is also a limiting factor for biomass production because it consumes a large fraction of available assimilates. While growth respiration ( $R_g$ ) is mainly determined by the quantity and chemical composition of the new biomass generated (McCree 1970; Penning de Vries *et al.* 1989), maintenance respiration ( $R_m$ ) covers the costs of keeping existing tissues functional (McCree 1970; Thornley 1970; Penning de Vries 1975; Penning de Vries *et al.* 1989). As such,  $R_m$  increases with the weight of the organism and its metabolic activity, and is described as increasing exponentially with temperature (McCree 1970). This has two important consequences, (1) non-woody plants can only attain a finite weight at which photosynthesis and the  $R_m$  burden break even; and (2), at higher temperatures, such as those caused by global warming, the attainable biomass of crops becomes smaller.

Many studies confirmed that respiration rates ( $R$ ) increase under elevated night temperature (NT) in diverse species including *Heteromeles arbutifolia* and *Lepechinia fragrans* (Villar *et al.* 1995), soybean (Bunce 2005; Frantz *et al.* 2004), lettuce and tomato (Frantz *et al.* 2004), and rice (Cheng *et al.* 2009; Kanno *et al.* 2009; Kanno and Makino 2010; Mohammed and Tarpley 2010). Whether or not the yield decline reported by Peng *et al.* (2004), Nagarajan *et al.* (2010) and Welch *et al.* (2010) can be attributed to NT effects on  $R$  is unclear because many environmental variables vary along with NT and temperature effects on



R do not always affect crop biomass (Peraudeau *et al.* 2015). Crop biomass and yield may be unaffected by increased NT because it probably also affects other processes like photosynthetic rate which increased as reported for *Populus deltoides* (Turnbull *et al.* 2002) and rice (Kanno *et al.* 2009), or not as reported for lettuce, tomato and soybean (Frantz *et al.* 2004), and rice (Mohammed and Tarpley 2010); and plant phenology which is under thermal control and also affects productivity (Yin *et al.* 1996).

Conditions that increase carbon assimilation and growth increase R. Indeed, R was reported to be positively correlated with soluble sugar and starch concentration in leaves of *Quercus rubra* (Whitehead *et al.* 2004) and wheat (Azcon-Bieto and Osmond 1983). Dark or night R are thus, at least in part, driven by assimilate availability but it is unclear to what extent this reflects the energy demand for stimulating growth (R<sub>g</sub>) when resources abound, or wasteful respiration directly caused by substrate abundance (Thornley 1971). Night respiration (R<sub>n</sub>) of crop canopies was reported to be proportional to canopy nitrogen content, the linear correlation being the same for several developmental stages and agronomic practices (Ingram *et al.* 1991). Nitrogen is also the driver of photosynthetic potential (Archontoulis *et al.* 2011). No such generic correlation was found between R<sub>n</sub> and plant dry matter, indicating that R<sub>n</sub> is a function of metabolic activity rather than biomass *per se*.

Physiological plant models (e.g. ORYZA2000; Bouman *et al.* 2001) divide respiration into R<sub>g</sub> and R<sub>m</sub>, where R<sub>g</sub> is not directly driven by temperature because it depends on growth and ultimately, resource acquisition. According to van Iersel and Seymour (2000), 1.39 g glucose is needed to produce 1 g non-lignified plant dry weight, involving 28% loss of the assimilate invested through R<sub>g</sub>, regardless of temperature. By contrast, R<sub>m</sub>, which is required to maintain ionic gradients, turnover of membrane components and molecular housekeeping within cells (Penning de Vries 1975), increases exponentially with temperature according to Q<sub>10</sub>=2, resulting in doubling in R<sub>m</sub> for each 10°C increase in temperature (Atkin and Tjoelker 2003). The instantaneous (without acclimation to temperature) exponential response of R to temperature was reported to be valid for large temperature ranges, i.e. from 5°C to about 50°C in *Eucalyptus pauciflora* (O'Sullivan *et al.* 2013) or 10°C to 35°C in semiarid temperate steppe (Chi *et al.* 2013). However, in the context of global warming increasing night temperature faster than day temperature (IPCC 2013), changes in NT predicted by climate models for South East Asia (Chotamonsak *et al.* 2011) are much smaller than these temperature ranges, and NT evolution involves acclimation because it is long-term. Such effects on R are not well known. For rapid temperature changes, Q<sub>10</sub> equals about two within the range of the species' thermal adaptation (Yoshida 1981; Penning de Vries *et al.* 1989; Bouman *et al.* 2001) but is smaller under hot conditions (Yoshida 1981; Atkin and Tjoelker 2003). Other studies reported that after acclimation, Q<sub>10</sub> for R dropped to between 1.35 and 1.55 in *Tagetes patula* (van Iersel 2006) and to 1.77 for semiarid temperate steppe (Chi *et al.* 2013), compared to values >2 without acclimation. Atkin and Tjoelker (2003) proposed two acclimation types for R to temperature. In Type I, R is constant at low temperature ranges regardless of growth temperature and responds to higher temperatures with a lower Q<sub>10</sub> if plants are acclimated to them. In Type II, R is lower for warm-acclimated plants regardless of the temperature studied and Q<sub>10</sub> does not necessarily change with growth temperature. The

temperature dependency of R might thus be subjected to a moderating acclimation effect but information is too limited to generalize. For lack of better evidence, many crop models use the  $Q_{10}=2$  paradigm for acclimated  $R_m$ , although it may give inaccurate predictions of the impact of global warming.

The objectives of this study were to characterize (i) instantaneous and acclimated effects of NT on  $R_n$  of rice leaves and whole seedlings under non-limiting water and nitrogen supply; and (ii) interactions of  $R_n$  with assimilate resources resulting from differential illumination on the day preceding measurement of  $R_n$ . Furthermore, we attempted to (iii) estimate the  $R_m$  component of  $R_n$ , considered to be equal to  $R$  when photosynthesis of the previous day approaches zero. The work was conducted in thermally controlled environments. The purpose was to provide information that may help improving rice crop models that simulate  $R$  but face uncertainty on thermal response.

## ***Materials and methods***

The two cultivars (N22 and an indica rice hybrid) studied are different in terms of architecture (N22 is taller), growth duration (longer for hybrid) and yield potential (greater for hybrid) (Peraudeau *et al.* 2015). Furthermore, N22 is heat tolerant (Prasad *et al.* 2006; Jagadish *et al.* 2008). Cultivars were grown in three experiments. A greenhouse experiment (GH) was conducted in 2013 at CNRS, Montpellier (43°38'N, 3°51'E), France. Two artificially-lighted controlled-environment chamber experiments were used in 2013 (GC1) at the International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines; and in 2014 (GC2) at the Agricultural Research Center for International Development (CIRAD), Montpellier, France.

### **Plant management**

In GH and in GC2, seed dormancy was broken by exposure to 29°C for four days. Pre-germinated seed was sown at two seedlings per pot and thinned to one plant after one week. Pots were arranged in flat basins with 5 cm water maintained throughout the experiment, plants being irrigated by capillarity. In GH, four tables were used per compartment, each containing 84 3-liter pots. The tables were moved and re-oriented twice a week to control heterogeneity effects. In GC2, one table containing 150 pots (1 liter) was used. Pots were randomly rearranged three times a week to control chamber heterogeneity. In both GH and GC2, the commercial soil EGO 140 (17N-10P-14K, pH = 5, Jiffy International AS, Norway) was used. In GH, Basacot 6 M+ (2g l<sup>-1</sup>, 11N-9P-19K + 2Mg, Compo, Germany) was added and incorporated before planting. Foliar application of manganese (2%) was applied whenever deficiency appeared.

In GC1, seed dormancy was broken by exposure to 50°C for three days, followed by pre-germination and sowing in seedling trays. Fourteen-day-old seedlings were transplanted at one seedling per pot (7 l) filled with clay loam soil and maintained in a greenhouse. Basal fertilizer was applied at 2-1-1 g of N-P-K per pot. Topdressing was done at 2.5 g pot<sup>-1</sup> ammonium sulfate. Pots were flooded with 2 cm of water throughout the experiment. On April 1 2014, pots were moved to controlled environments. Pots were frequently rearranged to control heterogeneity effects.

In the three experiments, nitrogen was not limiting as confirmed by chlorophyll meter (SPAD-502, Konica Minolta, Japan) (GH and GC1) or Kjeldahl analysis of leaf nitrogen content (GC2). The SPAD (Soil Plant Analysis Development) value on GH was GH 33±2 (mean±SD) for the hybrid and N22, and in GC1 41±2 for the hybrid and 38±2 for N22. In GC2, seedling nitrogen content was 4.9±0.4 % (g g<sup>-1</sup>) for the hybrid and 4.6±0.3 % (g g<sup>-1</sup>) for N22.

### **Temperature treatments and relative humidity**

In GH, two naturally-lighted independent compartments were used (6.2m x 6.2m). Temperature was controlled continuously at 29°C during the day, and 21°C (control, T<sub>C</sub>) or 26°C (increased night temperature, T<sub>I</sub>) at night.

In GC2, the same artificially-lighted compartment was used three times consecutively, i.e. from 25 March 2014 to 11 April 2014 for T<sub>C</sub>, from 14 April 2014 to 2 May 2014 for T<sub>I</sub>, and from 05 May 2014 to 22 May 2014 for high NT (T<sub>H</sub>). Temperature treatments were 29°C during the day, and 21°C, 25°C and 29°C at night for T<sub>C</sub>, T<sub>I</sub> and T<sub>H</sub>, respectively.

In both GH and GC2, actual air temperature was measured with a PT1000 probe (Campbell Scientific, Logan, USA) combined with fan-aspired shield. Relative humidity was measured with a MP100 probe (Rotronic, Switzerland). Both probes were connected to a CR1000 data logger (Campbell Scientific, Logan, USA).

In GC1, two artificially-lighted controlled-environment compartments were used simultaneously (3m x 3m). Air temperature was controlled at 29°C during the day, and 21°C (T<sub>C</sub>) and 26°C (T<sub>I</sub>) at night. Plants were transferred from a greenhouse to these environments at 32 (hybrid) or 38 (N22) days after sowing and then grew there continuously. Actual air temperature and relative humidity were measured with MINCER (Micrometeorological Instrument for Near Canopy Environment of Rice, developed by the National Institute of Agrobiological Sciences, Japan, Yoshimoto et al. 2012).

For the three experiments, actual air temperature, relative humidity and vapor pressure deficit (VPD) are presented in Table 1. The VPD was calculated based on the equation published by the food and agriculture organization of the United Nations (Allen *et al.* 1998).

**Table 1:** Climatic data of experiments in greenhouse (GH) and controlled-environment chamber at IRRI Los Baños (Philippines, GC1) and at Montpellier (France, GC2). Treatments: T<sub>C</sub>, Control Temperature; T<sub>I</sub>, Increased Night Temperature; T<sub>H</sub>, High Night Temperature.  $\Delta T^{\circ}\text{C}$ , average difference between night temperature in T<sub>I</sub> or T<sub>H</sub> and T<sub>C</sub>. PAR is the Photosynthetic Active Radiation and VPD is the Vapor Pressure Deficit. Mean values  $\pm$ SD.

Experiment	Year	Temperature treatment	PAR	Average Temperature			Relative Humidity	VPD
			mol.m <sup>2</sup> .d <sup>-1</sup>	Day (°C)	Night (°C)	$\Delta T^{\circ}\text{C}$	Day (%)	kPa
GH	2013	T <sub>C</sub>	26.0 $\pm$ 9.1	29.1 $\pm$ 0.3	21.4 $\pm$ 1.4		63 $\pm$ 11	1.1 $\pm$ 0.4
		T <sub>I</sub>		29.3 $\pm$ 0.7	26.5 $\pm$ 0.5	+5.1	56 $\pm$ 9	1.6 $\pm$ 0.3
GC1	2013	T <sub>C</sub>	17.3 $\pm$ 0.0	27.0 $\pm$ 0.2	21.1 $\pm$ 0.1		78 $\pm$ 1	0.8 $\pm$ 0.1
		T <sub>I</sub>		26.3 $\pm$ 0.2	24.7 $\pm$ 0.0	+3.6	79 $\pm$ 1	0.7 $\pm$ 0.1
GC2	2014	T <sub>C</sub>	22.2 $\pm$ 3.7	28.9 $\pm$ 0.2	21.4 $\pm$ 0.1		73 $\pm$ 3	0.7 $\pm$ 0.1
		T <sub>I</sub>		28.8 $\pm$ 0.5	24.9 $\pm$ 0.3	+3.5	77 $\pm$ 2	0.6 $\pm$ 0.1
		T <sub>H</sub>		28.5 $\pm$ 0.3	29.0 $\pm$ 0.7	+7.6	72 $\pm$ 2	0.7 $\pm$ 0.1

### Light treatments

In GH, Photosynthetic Active Radiation (PAR) measured at canopy level with PAR sensors (SKP215, Campbell Scientific) was 26.0 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Table 1). During each day preceding the nights when Rn was measured, three light treatments were implemented, one control (PAR<sub>C</sub> for control, 100%) and two using mosquito nets reducing incident PAR to 30% (PAR<sub>M</sub>, medium shading) and 12% (PAR<sub>S</sub>, severe shading) (Table 2).

In GC1, average PAR measured at canopy level with PAR sensors (3415FXSE Spectrum® Technologies, Inc.) was 17.3 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Table 1). During each day before the nights when Rn was measured, two light treatments were implemented, control (PAR<sub>C</sub>, 100%) and mosquito nets reducing incident PAR to 4% (PAR<sub>S</sub>) (Table 2).

In GC2, average PAR measured at canopy level with PAR sensors (SKP215, Campbell Scientific) was 22.2 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Table 1). During each day before the nights when Rn was measured, four light treatments were implemented, one control (PAR<sub>C</sub>, 100%) and three using mosquito nets reducing incident PAR to 51% (PAR<sub>L</sub>, low shading), 12% (PAR<sub>S</sub>) and 0% (PAR<sub>N</sub>, no light) (Table 2).

**Table 2:** Average PAR at plant tops during the day before night respiration measurements in greenhouse in France (GH), growth chambers at IRRI in the Philippines (GC1) and growth chambers in France (GC2). T<sub>C</sub>, Control Temperature; T<sub>I</sub>, Increased Night Temperature; T<sub>H</sub>, High Night Temperature. PAR<sub>C</sub> (100%); PAR<sub>L</sub> (51%); PAR<sub>M</sub> (30%); PAR<sub>S</sub> (12% in GH and GC2; 4% in GC1); PAR<sub>N</sub> (0%). Mean values  $\pm$ SD.

Experiment	Cultivar	Time to measurement	Temperature treatment	Light treatment (mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )				
				PAR <sub>C</sub>	PAR <sub>L</sub>	PAR <sub>I</sub>	PAR <sub>S</sub>	PAR <sub>N</sub>
GH	Hybrid	55-DAS	T <sub>C</sub>	33.8 $\pm$ 0.5	-	10.3 $\pm$ 0.2	4.4 $\pm$ 0.1	-
			T <sub>I</sub>	33.8 $\pm$ 0.5	-	9.7 $\pm$ 0.2	3.6 $\pm$ 0.1	-
		83-DAS	T <sub>C</sub>	25.4 $\pm$ 4.9	-	7.7 $\pm$ 1.5	3.3 $\pm$ 0.6	-
			T <sub>I</sub>	25.4 $\pm$ 4.9	-	7.3 $\pm$ 1.4	2.7 $\pm$ 0.5	-
	N22	47-DAS	T <sub>C</sub>	29.6 $\pm$ 2.6	-	9.0 $\pm$ 0.8	3.8 $\pm$ 0.3	-
			T <sub>I</sub>	29.6 $\pm$ 2.6	-	8.5 $\pm$ 0.7	3.1 $\pm$ 0.3	-
		75-DAS	T <sub>C</sub>	22.7 $\pm$ 10.4	-	6.9 $\pm$ 3.2	6.5 $\pm$ 3.0	-
			T <sub>I</sub>	22.7 $\pm$ 10.4	-	3.0 $\pm$ 1.4	2.4 $\pm$ 1.1	-
GC1	Both cultivars	Both set of measurements	T <sub>C</sub>	25.7 $\pm$ 0.0	-	-	1.0 $\pm$ 0.0	-
			T <sub>I</sub>	27.2 $\pm$ 0.0	-	-	1.0 $\pm$ 0.0	-
GC2	Both cultivars	Seedling	Three treatments	29.2 $\pm$ 0.0	14.9 $\pm$ 0.0	-	3.6 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0

### Gas exchange measurements

Leaf Rn measurements were performed during night time, at least one hour after sunset or light extinction, with a gas analyzer GFS-3000 (model 3000-C or 3100-C, WALZ, Germany) combined with a gas exchange chamber 3010-GWK1 (WALZ, Germany). The last fully expanded leaf was chosen to measure Rn, except in GC2 where the whole seedling was inserted in the chamber, designed with a large area for leaf measurement (14cm x 10cm) to minimize signal noise by reducing air leakage and exposing a large leaf area. The temperature in the chamber was controlled at 21, 25, 26 or 29°C according to the temperature treatment. Humidity was set to obtain a VPD of 1.2 kPa. Air flow and fan speed were optimized to avoid condensation and minimize noise (air flow about 1100  $\mu$ mol s<sup>-1</sup>). The time until stability of readings was 6 to 15 min.

Respiration measurements were performed at different plant ages. Two sets of leaf respiration measurements in GH and GC1, and one set in GC2, were conducted for each temperature treatment. The period of Rn measurements are presented in Table 3.

**Table 3:** Identification of series of measurements, days after sowing for measurements (DAS) and physiological stage when respiration measurements were performed. PI, panicle initiation.

Experiment	Cultivar	Identification	DAS	Physiological stage
GH	Hybrid	55DAS	54 to 57	9 to 12 d before PI
		83DAS	82 to 85	13 to 16 d before flowering
	N22	47DAS	46 to 49	3 to 6 d before PI
		75DAS	74 to 77	1 to 4 d after flowering
GC1	Hybrid	49DAS	47 to 52	23 to 28 d before PI
		75DAS	70 to 79	5 d before to 4 d after PI
	N22	49DAS	47 to 52	4 d before to 1 d after PI
		66DAS	61 to 71	5 to 15 d before flowering
GC2	Both cultivars	22DAS	18 to 22	Seedling stage

Immediate temperature responses of  $R_n$  (temperature response curve) were performed:

- In GH, 61 to 64 DAS for the hybrid (2 to 5 days before PI) and 53 to 56 DAS for N22 (10 to 13 days after PI).
- In GC1, 82 and 83 DAS for the hybrid (7 and 8 days after PI) and 74 and 75 DAS for N22 (1 and 2 days before flowering).

Ascending steps by 3°C were used between 19°C to 31°C. Before and after this series of measurements, the leaf was exposed to 22°C until steady state was observed, and  $R_n$  measured. This standard procedure was applied to all plants regardless of NT treatment. Respiration rates observed at 22°C before and after the temperature response measurements were not significantly different.

For GH and GC1, leaf area-based  $R_n$  was converted into leaf dry matter-based  $R_n$  using measurements of specific leaf area (SLA) of the same portion of the leaf.

In GC2,  $R_n$  of whole seedlings was measured on dry matter basis only, as the leaf area had not been measured.

### Non-structural carbohydrates analysis

Two different techniques were used to analyze the non-structural carbohydrate (NSC) content, according to the facilities available for GC1 at IRRI (Philippines) and for GH at CIRAD (France).

In GC1, leaf samples were treated with a heat burst in a microwave for one minute (Pelletier *et al.* 2010) to stop enzymatic reactions and then dried at 70°C for 48 hours. In GH, leaf samples were submersed in liquid nitrogen, conserved at -30°C and then freeze dried. In both experiments, leaf samples were ground finely before NSC extraction.

In GC1, 10 mg dry powder was extracted three times with 0.7 ml of ethanol (80% v/v) 10 min at 80 to 85°C. The supernatant after each extraction was recovered by centrifugation. After the last extraction the pellet was washed with 0.5 ml 80 % ethanol. All supernatants were transferred to a test tube and the combined volume was adjusted to 2.5 ml with 80% ethanol. Soluble sugar content was determined by colorimetric method with anthrone reagent (Yoshida *et al.* 1976). The remaining ethanol-insoluble residue was dried at 70°C for 24 hours. Then, 0.2 ml of water was added and the tube was placed in a boiling water bath for 15 minutes. After cooling, 0.2 ml of 9.2 N HClO<sub>4</sub> was added. The solution was stirred occasionally for 15 minutes, the suspension adjusted to a volume of 0.6 ml with water, and centrifuged for 10 minutes at 3000 rpm. The supernatant was transferred in a test tube and 0.2 ml of 4.6 N HClO<sub>4</sub> was added. These steps were repeated twice, the residue washed with 0.5 ml water, the supernatants combined and the volume adjusted to 5 ml with water. The glucose content, equivalent to the starch content before hydrolysis, was measured by colorimetric method with anthrone reagent (Yoshida *et al.* 1976).

In GH, 20 mg of dry powder was extracted thrice with 1 ml ethanol for 30 minutes at 75°C. After each extraction the supernatant was recovered by centrifugation (10 minutes, 10000 rpm) and transferred to a test tube. Then, 0.5 ml of ethanol (80% v/v) was added to the remaining ethanol-insoluble residue and stored at -30°C. Combined supernatants were filtered through a column composed by 50 mg polyvinyl polypyrrolidone and 50 mg activated charcoal prepared in 80% ethanol. After filtration, the column was washed with 1 ml of ethanol (80%). Ethanol of the filtrate was evaporated and one ml of distilled water added to dissolve the dry residue. Quantification of soluble sugars was done by High Performance Anion Exchange Chromatography with Pulsed Amperometric Detection (HPAEC). Tubes containing the ethanol-insoluble residue were thawed and centrifuged (5 min, 10000 rpm). Supernatants were discarded and the pellets solubilized using 1ml 0.02 N NaOH solution at 90°C for 90 minutes and stirred every 30 minutes. Starch was hydrolyzed to glucose by addition of 100 µl amyloglucosidase (5 mg/ml) solution and incubated at 50°C for 90 minutes. Glucose was quantified by enzymatic assay with hexokinase/Glucose6Phosphate deshydrogenase (Bergmeyer *et al.* 1974).

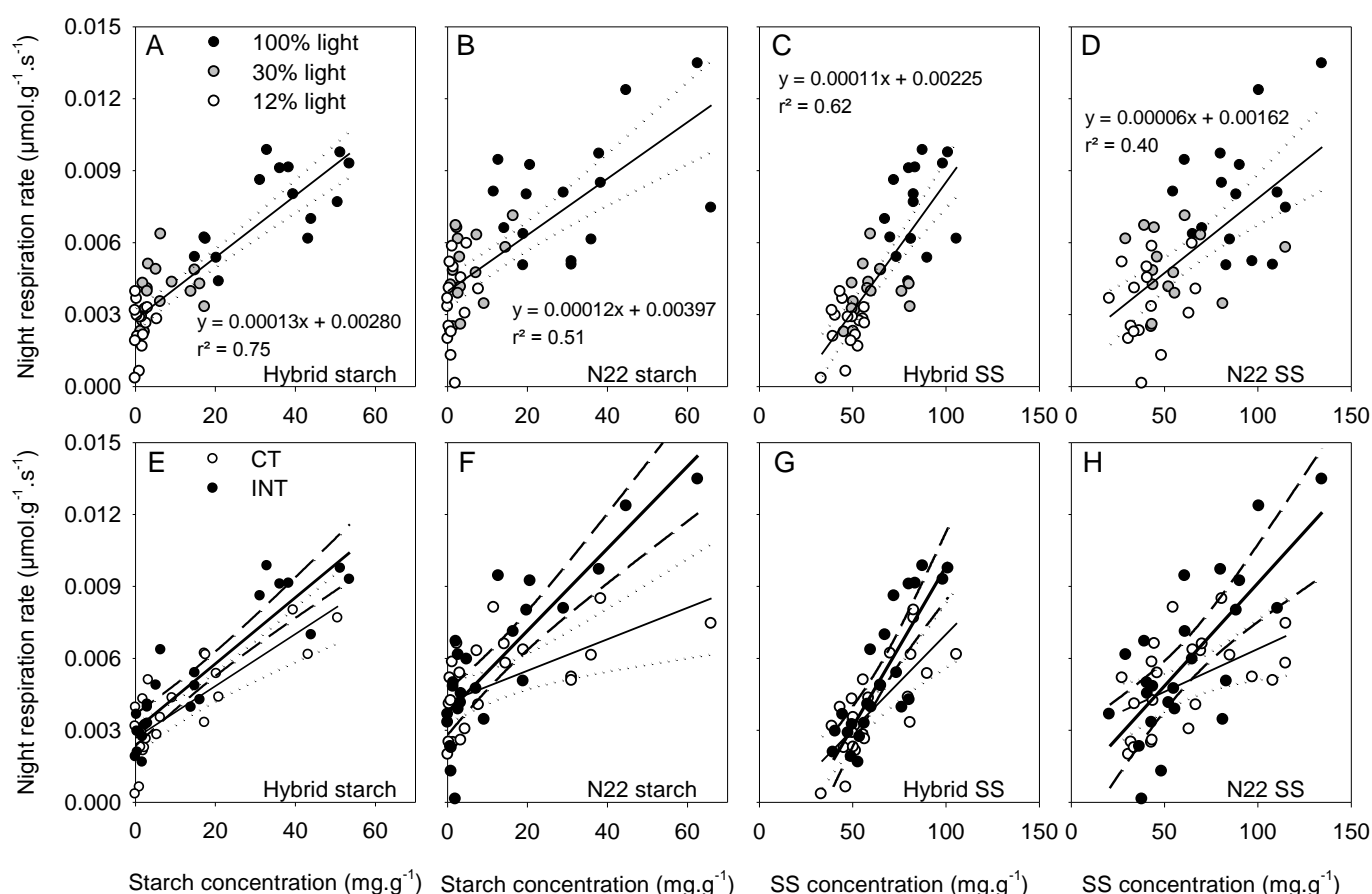
### Statistical analysis

The significance of the effect of cultivar (C), temperature (T) and light (L) treatments on leaf respiration, leaf starch content and leaf soluble sugar content was analyzed using a two or three-way ANOVA with R (version 2.15.2, R Foundation for Statistical Computing). Where requirements for ANOVA were not satisfied, especially for residual normality, the non-parametric test of Kruskal and Wallis was performed using the same software.

## Results

### Relationship between leaf respiration rate and leaf starch or soluble sugar content

Leaf night respiration rate was significantly, positively, linearly correlated with leaf starch and soluble sugar (SS) content in GH at 55DAS for the hybrid and 47DAS for N22 (Fig. 1). Correlations were significant at  $P < 0.001$  (Pearson's test), except for N22 for CT with  $P < 0.01$  (starch) and  $P < 0.05$  (SS) (Table 4). Similar results were observed in GH at 75DAS for N22 (the hybrid was n.s. at 83DAS) and in GC1 for both cultivars (data not shown). Thus, there was a consistent pattern of Rn being proportional to leaf starch and SS concentration across developmental stages, experiments and treatments, although slopes of the correlation varied (Table 4).



**Figure 1:** Leaf night respiration rate in relation to starch (ABEF) and SS (Soluble Sugar, CDGH) concentrations for Hybrid (ACEG) and N22 (BDFH) rice cultivars at 55-DAS and 47-DAS, respectively, in GH experiment. Upper four graphs: Observations grouped by light treatments with 100%, full light (black symbols); 30%, intermediate shading (gray); 12%, severe shading (white). Dotted lines represent confidence interval of linear regression (95%). Bottom four graphs: Observations grouped by temperature treatment with  $T_C$ , Control at 21°C (white symbols); and  $T_1$ , Increased Night Temperature at 26°C (black). Linear regression lines shown for  $T_C$  and  $T_1$  treatments.



**Table 4:** Coefficients of linear regressions ( $y = ax + b$ ) between leaf respiration rate and starch or soluble sugar content. T<sub>C</sub>, Control Temperature; T<sub>I</sub>, Increased Night Temperature; T<sub>H</sub>, High Night Temperature. Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, for  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  and  $P < 0.001$ , respectively.

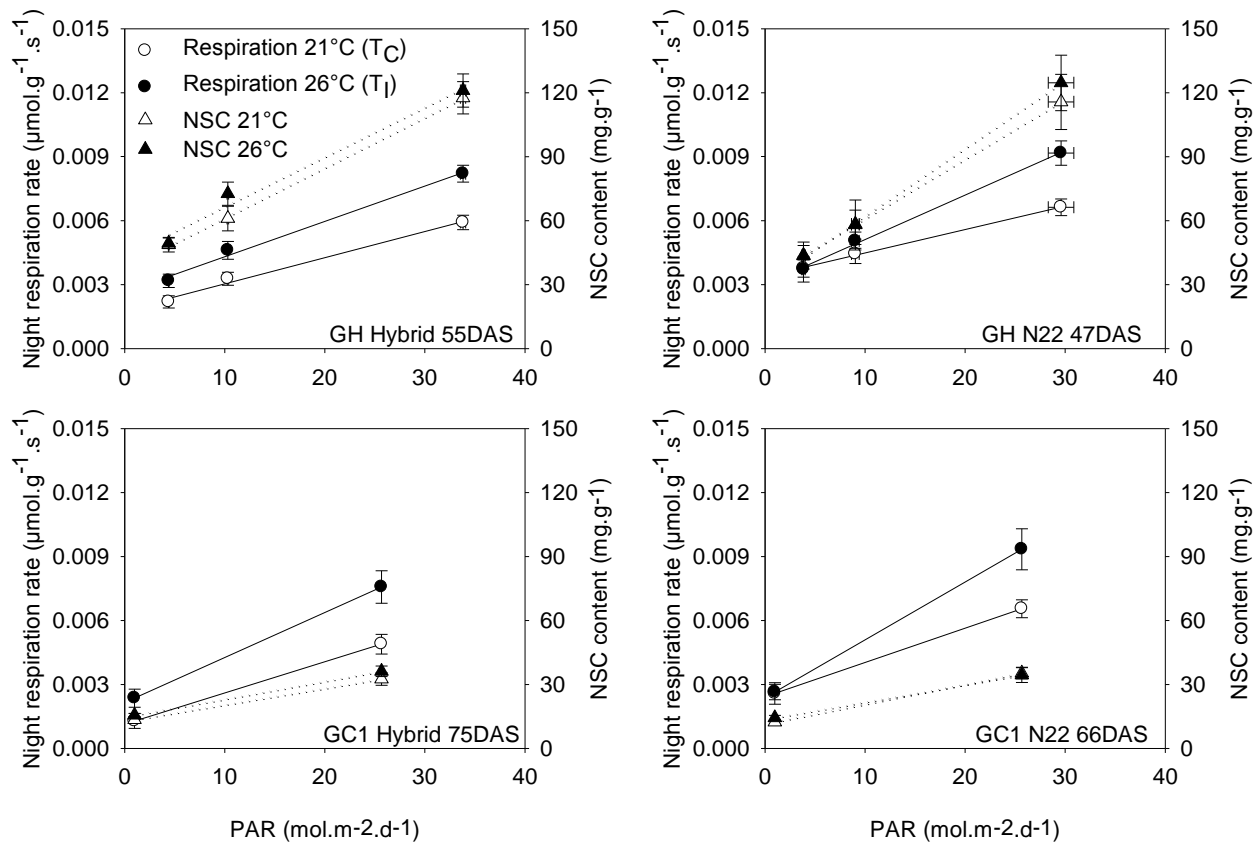
					Linear regression $y = ax + b$			Pearson	
Cultivar	Code	Starch or Soluble Sugar	Temperature	No of measurements	a	b	r <sup>2</sup>	r	Probability
GH									
Hybrid	55DAS	Starch	T <sub>C</sub>	23	1.1E-04	2.7E-03	0.65	0.81	***
			T <sub>I</sub>	24	1.4E-04	3.0E-03	0.82	0.91	***
		Soluble Sugar	T <sub>C</sub>	23	0.8E-04	-1.0E-03	0.56	0.75	***
			T <sub>I</sub>	24	1.3E-04	-3.5E-03	0.72	0.85	***
N22	47DAS	Starch	T <sub>C</sub>	23	0.7E-04	4.2E-03	0.34	0.58	**
			T <sub>I</sub>	24	1.7E-04	3.7E-03	0.73	0.85	***
		Soluble Sugar	T <sub>C</sub>	23	0.4E-04	2.8E-03	0.26	0.51	*
			T <sub>I</sub>	24	0.9E-04	0.6E-03	0.54	0.74	***
GC1									
Hybrid	75DAS	Starch	T <sub>C</sub>	24	3.9E-04	0.7E-03	0.45	0.67	***
			T <sub>I</sub>	24	4.4E-04	1.4E-03	0.48	0.70	***
		Soluble Sugar	T <sub>C</sub>	24	1.7E-04	0.2E-03	0.44	0.67	***
			T <sub>I</sub>	24	3.6E-04	-1.4E-03	0.63	0.80	***
N22	66DAS	Starch	T <sub>C</sub>	24	3.5E-04	1.7E-03	0.46	0.68	***
			T <sub>I</sub>	24	4.4E-04	2.3E-03	0.47	0.69	***
		Soluble Sugar	T <sub>C</sub>	24	2.1E-04	1.3E-03	0.53	0.73	***
			T <sub>I</sub>	24	4.0E-04	-0.3E-03	0.60	0.77	***

In all cases, decreased light intensity during the day before Rn measurement caused a decrease in leaf starch and SS content that was about proportional to the decrease in Rn (Fig. 1 A, B, C and D). The correlations observed between Rn and starch or SS were greater for the hybrid ( $r^2 = 0.75$  for Rn vs. starch and 0.62 for Rn vs. SS) than for N22 ( $r^2 = 0.51$  for Rn vs. starch and 0.40 for Rn vs. SS). The correlations observed between Rn and starch was greater than those between Rn and SS for both genotypes (Fig. 1; details of statistics in Table 4).

The slope of the correlations between Rn and starch or SS, across the different levels of the previous day's light was greater under T<sub>I</sub> than under T<sub>C</sub> (Fig. 1 E, F, G and H; Table 4). In all cases, slopes and determination coefficients were greater under T<sub>I</sub> than under T<sub>C</sub> for both cultivars, in both GH and GC1 experiments. Consequently, higher temperatures increased the leaf respiration rate per unit of leaf starch or SS concentration.

## Effect of previous day's radiation level and night temperature on leaf respiration rate

Leaf (GH and GC1) and whole seedling (GC2) Rn were significantly lower when plants were exposed to low light during the day before Rn measurement, for both cultivars ( $P < 0.001$ , Fig. 2 and 3, Table 5).



**Figure 2:** Relationship between leaf night respiration rate (circles) and non-structural carbohydrates (NSC, triangles) vs. PAR (Photosynthetic Active Radiation) for Hybrid and N22 rice cultivars grown under 21°C (white symbols) or 26°C (black) night temperature. Upper graphs: GH experiment at 55 days after sowing (DAS) for Hybrid and 47 DAS for N22. Bottom: GC1 experiment at 75 DAS for Hybrid and 66 DAS for N22. Error bars = SE of 16 measurements for Hybrid and 13 for N22 in GH; and 12 measurements in GC1. Error bars of NSC = SE of 8 measurements (GH) and 12 measurements (GC1).

**Table 5:** Results of three-way ANOVA for the factors light treatment (L), night temperature treatment (T) and cultivar (C) on night respiration rate (Rn) and leaf non-structural carbohydrate (NSC) content. T<sub>C</sub>, Control Temperature; T<sub>I</sub>, Increased Night Temperature; T<sub>H</sub>, High Night Temperature. Plants were grown under three intensities of light during the day preceding Rn: PAR<sub>C</sub> (100%); PAR<sub>M</sub> (30%); PAR<sub>S</sub> (12% in GH and 4% in GC1). Annotations \*, \*\*, \*\*\*, and ns stand for P<0.05, P<0.01, P<0.001, and P>0.05, respectively. Different lower-case letters show significant difference (P<0.05) according to post-hoc testing of Tukey-HSD. “/” stands for “unknown” in cases where normality of residue of ANOVA was not observed.

Experiment										Hybrid		N22	
GH		L	T	C	LxT	CxT	LxC	LxCxT		T <sub>C</sub>	T <sub>I</sub>	T <sub>C</sub>	T <sub>I</sub>
55DAS Hybrid	R <sub>night</sub>	***	***	***	**	ns	ns	ns	PAR <sub>C</sub>	cd	ab	bc	a
47DAS N22									PAR <sub>I</sub>	ef	de	de	cde
									PAR <sub>S</sub>	f	ef	ef	ef
									PAR <sub>C</sub>	a	a	ab	a
	NSC	***	ns	*	ns	ns	ns	ns	PAR <sub>I</sub>	cd	bc	cd	cd
									PAR <sub>S</sub>	cd	cd	d	d
GH	R <sub>night</sub>	***	*	ns	ns	***	ns	ns	PAR <sub>C</sub>	bcd	a	ab	ab
83DAS Hybrid									PAR <sub>I</sub>	e	abc	bcde	de
75DAS N22									PAR <sub>S</sub>	e	bcd	cde	e
									PAR <sub>C</sub>	a	a	bcde	abcd
	NSC	***	ns	***	ns	ns	ns	ns	PAR <sub>I</sub>	ab	a	def	cdef
									PAR <sub>S</sub>	ab	abc	ef	f
										Hybrid		N22	
GC1		L	T	C	LxT	CxT	LxC	LxCxT		T <sub>C</sub>	T <sub>I</sub>	T <sub>C</sub>	T <sub>I</sub>
49DAS Hybrid	R <sub>night</sub>	***	ns	ns	/	/	/	/	PAR <sub>C</sub>	/	/	/	/
49DAS N22									PAR <sub>S</sub>	/	/	/	/
	NSC	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PAR <sub>C</sub>	a	a	a	a
									PAR <sub>S</sub>	b	b	b	b
GC1	R <sub>night</sub>	***	***	**	**	ns	ns	ns	PAR <sub>C</sub>	cd	ab	bc	a
75DAS Hybrid									PAR <sub>S</sub>	e	e	de	de
66DAS N22	NSC	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PAR <sub>C</sub>	a	a	a	a
									PAR <sub>S</sub>	b	b	b	b

#### *GH experiment, hybrid.*

At 55DAS, Rn of the hybrid was significantly lower for PAR<sub>M</sub> and PAR<sub>S</sub> than for PAR<sub>C</sub> (P<0.05, Fig. 2, Table 5). A significant interaction between light and temperature on Rn was found (P<0.01). Thus, Rn for PAR<sub>C</sub> under T<sub>I</sub> was significantly greater than under T<sub>C</sub> (P<0.05), whereas for PAR<sub>M</sub> and PAR<sub>S</sub> no significant differences were observed among temperature treatments. At 83DAS, Rn was significantly lower for PAR<sub>S</sub> than for PAR<sub>C</sub>, but no significant difference was observed under T<sub>I</sub> between PAR<sub>C</sub> and PAR<sub>M</sub> (Table 5). The Rn was significantly greater under T<sub>I</sub> than under T<sub>C</sub> for PAR<sub>C</sub> and PAR<sub>M</sub> light treatments (P<0.05).

#### *GH experiment, cv. N22.*

Similar to the hybrid, at 47DAS, N22 showed significantly lower Rn for PAR<sub>M</sub> and PAR<sub>S</sub> than for PAR<sub>C</sub> (P<0.05), and higher Rn under T<sub>I</sub> than under T<sub>C</sub> for PAR<sub>C</sub> only (interaction light x temperature) (Fig. 2, Table 5). At 75DAS, Rn of N22 was significantly lower for PAR<sub>S</sub> than for PAR<sub>C</sub>, and no significant difference was observed under T<sub>C</sub> between PAR<sub>C</sub> and PAR<sub>M</sub> (Table 5). But, unlike for the hybrid, no significant difference of Rn was observed

between the night temperature treatments for N22 ( $P>0.05$ ), resulting in a significant interaction between temperature and cultivar ( $P<0.001$ , Table 5).

#### *GC1 experiment, hybrid.*

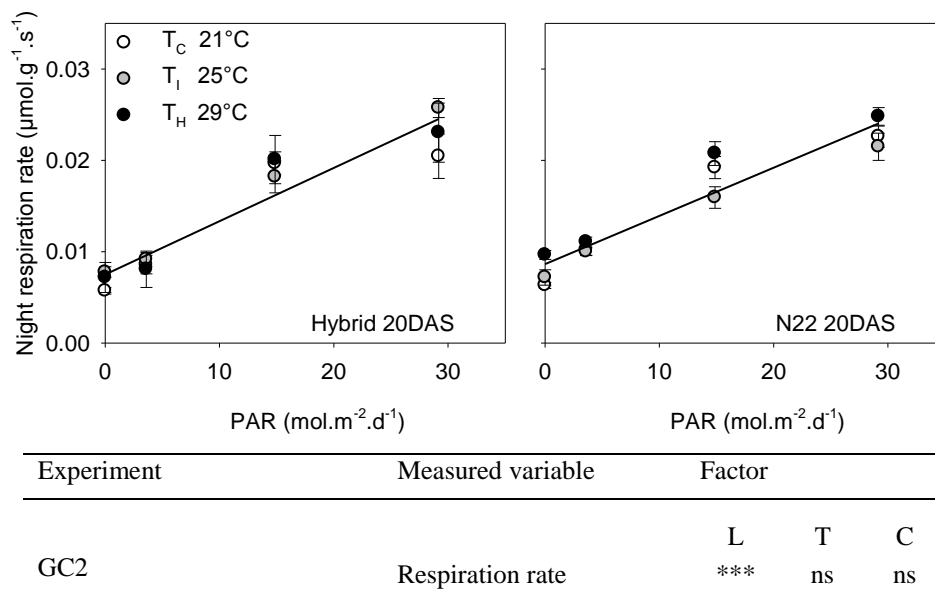
Results at 75DAS were similar to those of the GH experiment, but at 49DAS no significant temperature effect on  $R_n$  was observed. At both temperatures, significantly lower  $R_n$  was observed for  $PAR_S$  than for  $PAR_C$  (at 75DAS, Tukey HSD post-hoc test;  $P<0.05$ , Table 5). At 75DAS,  $R_n$  was significantly higher under  $T_I$  than under  $T_C$  ( $P<0.05$ ) for  $PAR_C$  only, resulting in an interaction light x temperature.

#### *GC1 experiment, cv. N22.*

Compared to the hybrid, N22 showed similar results with a significant decrease in  $R_n$  for  $PAR_S$  (at 49DAS and 66DAS) and a significant increase in  $R_n$  under  $T_I$  for  $PAR_C$  only at 66DAS (Fig. 2, Table 5).

#### *GC2 experiment: whole-plant light response of $R_n$ .*

Four light level treatments, including zero light on the day preceding  $R_n$  measurement, were applied to whole seedlings acclimated to three night temperatures (Fig. 3). The response was linear and near-identical between cultivars and also near identical among temperature levels. A common intercept on y axis for the  $R_n$  vs.  $PAR$  correlations was observed, describing  $R_n$  in the absence of light, or photosynthesis, on the previous day.



**Figure 3:** Relationship of night respiration rate on whole seedlings vs.  $PAR$  (Photosynthetic Active Radiation) for Hybrid and N22 rice cultivars grown under 21°C (white symbols), 25°C (gray) or 29°C (black) night temperature.  $T_C$ , Control Temperature;  $T_I$ , Increased Night Temperature;  $T_H$ , High Night Temperature. Different light treatments during previous day:  $PAR_C$  (100%);  $PAR_L$  (51%);  $PAR_M$  (30%);  $PAR_S$  (12%);  $PAR_N$  (0%). Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, and ns for  $P<0.05$ ,  $P<0.01$ ,  $P<0.001$ , and  $P>0.05$ , respectively, using Kruskal & Wallis non-parametric test. Error bars = SE of 6 measurements.

*Synopsis of GH, GC1 and GC2 experiments.*

Overall, in both GH and GC1 experiments, reduced light level on the previous day strongly reduced  $R_n$ , regardless of night temperature. Increased night temperature increased leaf-level  $R_n$  in GH and GC1, resulting in a mostly additive effect of light and temperature on  $R_n$ , although factor interactions were also present in some data sets. The two genotypes behaved similarly in terms of absolute  $R_n$  and its responses. For whole-seedling  $R_n$ , light effects were dominant and linear, with no effects of temperature and cultivar observed. Increase in  $R_n$  by a factor of 1.14 to 1.67 under  $PAR_C$  (1.17 to 1.58 all light treatment combined) was calculated between 21 and 31°C for the three experiments combined when applying the assumption of linear response of  $R_n$  to NT.  $R_n$  increased by a factor of 1.14 to 1.82 under  $PAR_C$  (1.18 to 1.75 all light treatments combined) when applying the assumption of an exponential response of  $R_n$  to NT.

**Effect of treatments and cultivar on leaf non-structural carbohydrate content**

Leaf NSC (sum of starch and SS) concentration decreased similarly after reduced light treatment in GH and GC1 experiments ( $P < 0.001$ , Fig. 2, Table 5), but no such measurements were made on the whole seedlings in GC2. No interaction between NT, light treatment and cultivar on leaf NSC content was observed, indicating additive factor effects.

*GH experiment.*

Leaf NSC content for  $PAR_C$  light treatment was significantly greater than for  $PAR_M$  and  $PAR_S$  ( $P < 0.05$ , Table 5) at 55DAS for the hybrid and 47DAS for N22, but no significant difference was observed between  $PAR_M$  and  $PAR_S$ . However, for the later sampling dates (83DAS for hybrid and 75DAS for N22), no significant difference in leaf NSC content was observed between the three light treatments, except for N22 under  $T_1$  where leaf NSC content was larger for  $PAR_C$  than for  $PAR_S$  ( $P < 0.05$ , Table 5).

In contrast to the light factor, night temperature did not affect leaf NSC regardless of cultivar ( $P > 0.05$ , Table 5).

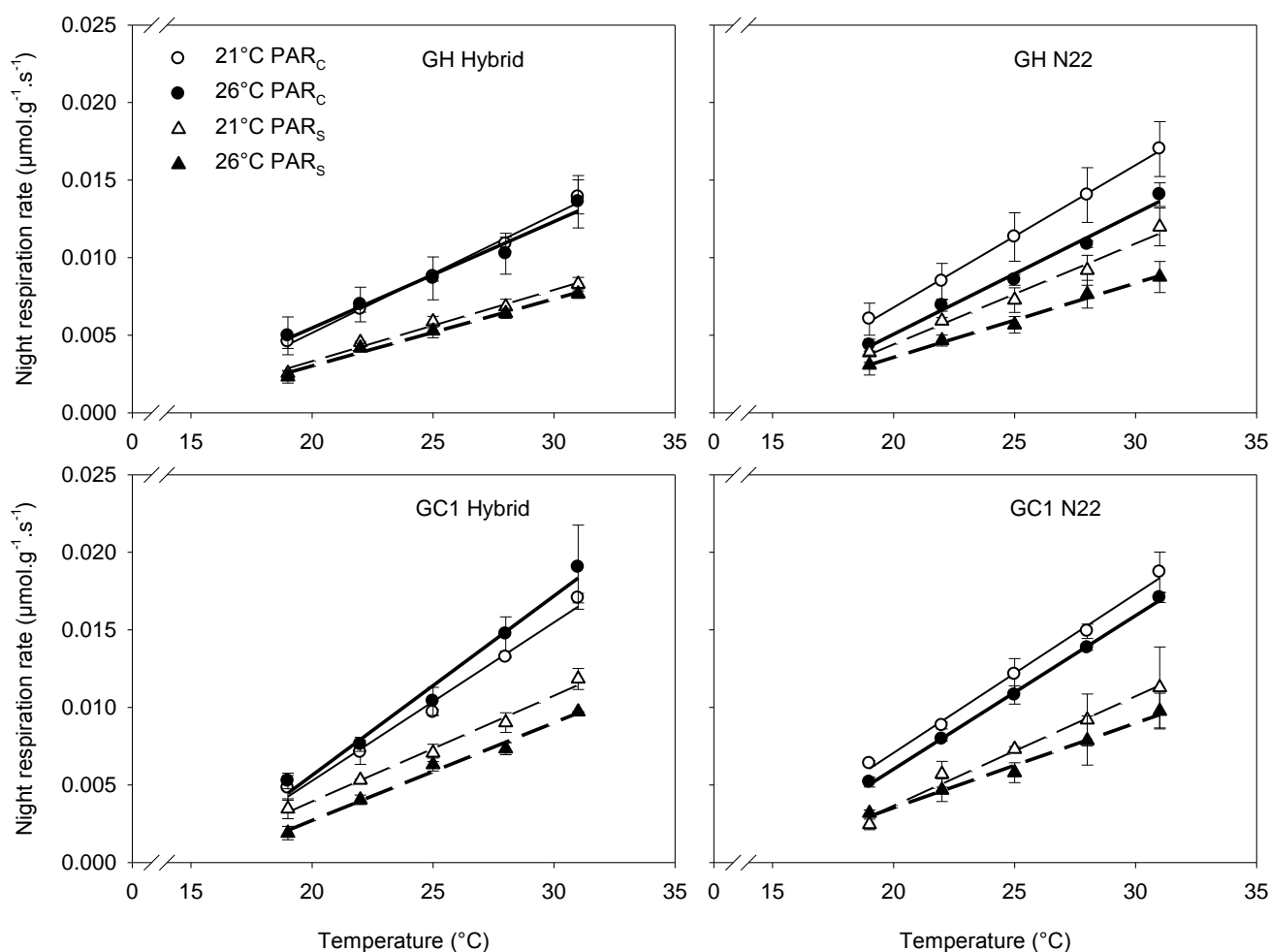
There were significant cultivar differences in NSC content. For the later sampling, the hybrid had significantly greater NSC content than N22 ( $P < 0.001$ ). At the earlier sampling (55DAS for the hybrid and 47DAS for N22), cultivars also differed significantly in leaf NSC, with hybrid leaves containing higher concentrations than N22 leaves ( $P < 0.05$ ).

*GC1 experiment.*

In all cases in GC1, leaf NSC content for  $PAR_C$  was significantly greater than for  $PAR_S$  ( $P < 0.05$ , Table 5). Similar to the GH experiment, night temperature did not affect leaf NSC in GC1. Concentrations were generally lower than in the GH experiment, possibly related to different growth conditions.

### Instantaneous leaf respiration response to temperature

In both GH and GC1, instantaneous temperature response curves of leaf  $R_n$  were measured on plants acclimated to the different night temperature treatments and pre-treated with different light levels on the preceding day (Fig. 4, Table 6). Temperature responses (between 19°C to 31°C at steps of 3°C) were strictly linear and no hysteresis was observed, as indicated by unchanged  $R_n$  observed at 22°C before and after the response cycle (not presented). In all cases, coefficients of determination ( $r^2$ ) were always equal to, or higher than, 0.98 (Table 6).



**Figure 4:** Immediate night leaf respiration response curves to temperature for Hybrid and N22 rice cultivars exposed to  $T_C$  (21°C, white symbols) or  $T_I$  (26°C, black symbols) under PAR<sub>C</sub> (circles, 100%) or PAR<sub>S</sub> (triangles, 12% in GH and 4% in GC1) in GH and GC1 experiments. Linear regressions are represented by a fine solid line (21°C PAR<sub>C</sub>); thick solid line (26°C PAR<sub>C</sub>); fine dashed line (21°C PAR<sub>S</sub>); and thick dashed line (26°C PAR<sub>S</sub>). Linear regression ( $y = ax + b$ ) details are shown in Table 6. Error bars of respiration response curves to temperature = SE of 2 and 4 replications for GC1 and GH, respectively.

**Table 6:** Characteristics of linear regression of instantaneous night respiration rate ( $\mu\text{mol.g}^{-1}.\text{s}^{-1}$ ) responses to temperature between 19°C and 31°C. Plants were acclimatized to 21°C ( $T_C$ ) or 26°C ( $T_I$ ) at night. Light intensities during previous day were  $\text{PAR}_C$  (100%) and  $\text{PAR}_S$  (12% GH and 4% GC1). Three-way ANOVA was performed for slope coefficients. Level of significance is expressed as \*, \*\*, \*\*\*, and ns for  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.001$ , and  $P > 0.05$ , respectively.

Site	Cultivar	Temperature	Light	Linear regression: $y = ax + b$			Apparent Tbase	Slope (a) analysis Anova
				a	b	$r^2$		
GH	Hybrid	$T_C$	$\text{PAR}_C$	7.6E-04	-0.010	0.99	13.3	L: *** T: * C: ** LxT: ns TxT: ns LxC: ns LxTxT: ns
			$\text{PAR}_S$	4.6E-04	-0.006	0.99	12.0	
		$T_I$	$\text{PAR}_C$	6.9E-04	-0.008	0.98	12.8	
			$\text{PAR}_S$	4.4E-04	-0.006	0.99	13.0	
	N22	$T_C$	$\text{PAR}_C$	9.2E-04	-0.012	1.00	12.6	
			$\text{PAR}_S$	6.5E-04	-0.009	0.99	13.2	
		$T_I$	$\text{PAR}_C$	7.8E-04	-0.011	0.99	13.5	
			$\text{PAR}_S$	4.8E-04	-0.006	0.99	12.5	
GC1	Hybrid	$T_C$	$\text{PAR}_C$	10.2E-04	-0.015	0.99	14.8	L: *** T: ns C: ns LxT: ns TxT: ns LxC: ns LxTxT: ns
			$\text{PAR}_S$	6.8E-04	-0.010	0.99	14.2	
		$T_I$	$\text{PAR}_C$	11.6E-04	-0.018	0.98	15.1	
			$\text{PAR}_S$	6.3E-04	-0.010	0.99	15.7	
	N22	$T_C$	$\text{PAR}_C$	10.3E-04	-0.013	0.99	13.1	
			$\text{PAR}_S$	7.1E-04	-0.010	0.99	13.9	
		$T_I$	$\text{PAR}_C$	9.9E-04	-0.014	1.00	13.9	
			$\text{PAR}_S$	5.5E-04	-0.007	0.99	13.5	

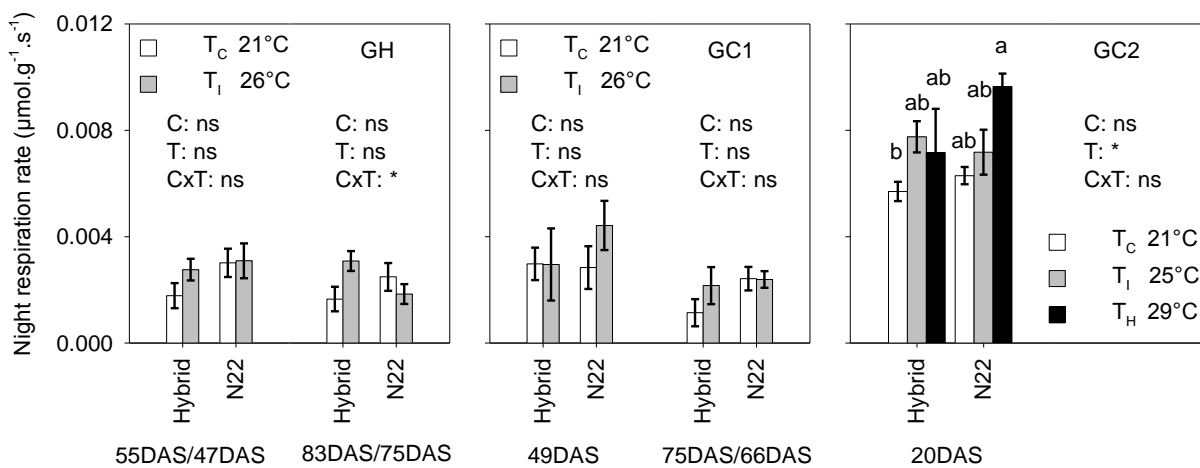
In both GH and GC1, the slopes of the linear  $R_n$  vs. temperature correlations were highly significantly different among light levels ( $P < 0.001$ ) in both experiments, whereas effects of night temperature treatments and cultivar were only observed in the GH experiment (Table 6). Increase in  $R_n$  by an average factor of 2.4 under  $\text{PAR}_C$  (same factor for all light treatments combined) was calculated between 21 and 31°C (cultivars, experiments and temperature conditions confounded).

The differences in  $R_n$  vs.  $T$  slopes, regardless of the treatment factor responsible for them, did not change the intercept on the x axis where the curves converged. This intercept can be interpreted as a non-acclimated base temperature ( $T_b$ ). The thus estimated  $T_b$  for  $R_n$  (Table 6) averaged at 12.9°C for GH and 14.3°C for GC1. It was on average 13.9°C for the hybrid and 13.3°C for N22.

## Estimating maintenance respiration

Maintenance respiration ( $R_m$ ) was estimated as the intercept on Y of correlation of  $R_n$  vs. PAR applied on the previous day (GH and GC1), or as the value of  $R_n$  measured when PAR on the previous day was zero (GC2). Figures 2 and 3 show examples of such correlations. Because of the uncertainty surrounding  $R_m$ , this variable was called  $R_m'$ .

Observed ranges of  $R_m'$  were between 0.0017 and 0.0031  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$  in GH, 0.0011 and 0.0044  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$  in GC1, and 0.0057 and 0.0096  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$  in GC2 (Fig. 5). On average,  $R_m'$  was about twice as high in GC2 than in the two other experiments. Plants in GC2 were much younger (seedling stage) and measurements were conducted on whole plants, as opposed to sections of fully grown leaves in GH and GC1.



**Figure 5:** Estimated maintenance respiration ( $R_m'$ ), i.e. night respiration rate under conditions of zero incident light on previous day, of leaves acclimated to different night temperatures (T) ( $T_c$ , Control Temperature, 21°C;  $T_i$ , Increased Night Temperature, 26°C GH and GC1, 25°C GC2;  $T_H$ , High Night Temperature, 29°C); for Hybrid and N22 rice cultivars (C) in GH, GC1 and GC2 experiments. In GH and GC1,  $R_m'$  values were extrapolated from light response by linear regressions as in Fig. 2 for measurements on leaf segments, whereas in GC2,  $R_m'$  values directly were measured on whole seedlings having received no light on previous day as in Fig. 3. Error bars = SE of 3, 4 and 6 replications for GC1, GH and GC2, respectively.

Error terms were large for  $R_m'$  because of error accumulation from the many measurements constituting the  $R_m'$  estimate (Fig. 5). Night temperature treatments had no significant impact on  $R_m'$  observed in GH and GC1 ( $P > 0.05$ ). In GC2, a significant effect of night temperature was observed by ANOVA ( $P < 0.05$ ), but the post-hoc test of Tukey-HSD did not pick up a significant effect (Fig. 5).

The  $R_m'$  was not significantly different between the hybrid and N22 across all experiments for any given temperature treatment ( $P > 0.05$ ). The measured and instantaneous  $R_m'$  was converted to weight of  $\text{CH}_2\text{O}$  consumed per weight of plant dry matter during one day, while assuming that  $R_m'$  continued during day and night (summary in Table 7). Neither daytime temperature effects on  $R_m'$  (which might increase it) nor photosynthesis effects (which might decrease it in leaves) were considered. Thus estimated values varied among experiments, growth stages and treatments between 2.9 and 25  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ , or 0.29 and 2.50% weight loss



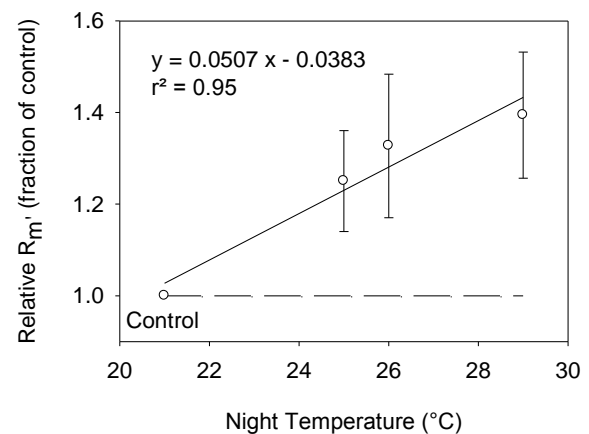
per day (0.43 to 0.80% in GH, 0.29 to 1.15% in GC1 and 1.48 to 2.50% in GC2). Thus,  $R_m'$  represented 0.23 to 0.50 of  $R_n$  with an average of 0.33 for all experiments combined (Table 7).

**Table 7:** Estimated maintenance respiration rates (“ $R_m$ ”) expressed as  $\text{CH}_2\text{O}$  lost per unit dry matter per day and  $R_m'/R_n$  ratio for Hybrid and N22 rice cultivars exposed to different night temperatures ( $T_C$ , 21°C;  $T_I$ , 26°C GH GC1, 25°C GC2;  $T_H$ , 29°C) in GH, GC1 and GC2 experiments.

Site	Cultivar	Code	$R_m'$		$T_H$	$R_m' / R_{\text{night}}$		
			$T_C$	$T_I$		$T_C$	$T_I$	$T_H$
GH	Hybrid	55DAS	4.6±1.2	7.1±1.1	-	0.30	0.33	
		83DAS	4.3±1.2	8.0±1.0	-	0.39	0.50	
	N22	47DAS	7.8±1.4	8.0±1.7	-	0.45	0.34	
		75DAS	6.4±1.4	4.8±1.0	-	0.50	0.38	
GC1	Hybrid	49DAS	7.7±1.6	7.7±3.5	-	0.24	0.23	
		75DAS	2.9±1.3	5.6±1.8	-	0.23	0.29	
	N22	49DAS	7.4±2.1	11.5±2.4	-	0.26	0.28	
		66DAS	6.3±1.1	6.2±0.8	-	0.37	0.26	
GC2	Hybrid	20DAS	14.8±0.9	20.1±1.5	18.6±4.3	0.28	0.30	0.31
	N22	20DAS	16.3±0.8	18.6±2.2	25.0±1.3	0.28	0.33	0.39

In order to obtain a measure of temperature dependency of  $R_m'$  across all data sets, we calculated the relative  $R_m'$  as fraction of values obtained at 21°C (Fig. 6), which was the control treatment common to all experiments. This resulted in a four-point (including control),  $R_m'$  (rel.) vs. NT relationship with NT values of 21, 25, 26 and 29°C. Despite the large error, an approximately linear, positive relationship was found having a slope of  $0.05\text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ . This slope would translate into a 1.49-fold (or +49%) increase of  $R_m'$  for an increase of temperature from 21°C (control) to 31°C (+10°C).

**Figure 6:** Relationship between relative (fraction of control, 21°C) estimated maintenance respiration rate ( $R_m'$ ) and night temperature to which the plants were fully acclimated. Symbols represent means for experiments and cultivars combined. Error bars = SE.



## Discussion

### Major findings

Mitochondrial respiration, the main source of energy fuelling growth and maintenance processes in plants, can also be seen as a metabolic cost that limits carbon availability for crop productivity. This study investigated rice night respiration ( $R_n$ ) of plants acclimated to different night temperatures. Because much of  $R_n$  is related to growth (Penning de Vries *et al.* 1989; Amthor 2000), and thus depends on assimilate availability, we included variation of radiation, on the preceding day, as a second environmental factor, resulting in a reduction of the production of assimilate available as respiratory substrate.

Five major findings are reported. First,  $R_n$  both of expanded leaves and whole seedlings, was positively and linearly correlated with the previous day's incident light resources. Second, soluble sugar and starch concentration in the leaf during  $R_n$  measurement were linearly correlated with the previous day's light dose and the resulting  $R_n$ , indicating that  $R_n$  is at least partly resource driven. However, increased night temperature increased the slope of  $R_n$  vs. starch and soluble sugar concentrations. Third, instantaneous response of  $R_n$  to temperature change was strictly linear with a converging base temperature of about 13-14°C regardless of long-term temperature treatment and light history. This instantaneous temperature response of  $R_n$  was very strong, with  $R_n$  increasing by a factor of 2.4 between 21 and 31°C. Fourth, acclimation to different night temperatures causes much smaller differences in  $R_n$ : In whole young plants, the effect of a 10°C-increase was 1.20, whereas in fully grown leaves whose  $R_n$  probably had a higher proportion of  $R_m$ , it averaged at 1.67. And lastly,  $R_m$  based on full acclimation constituted a daily loss of biomass between 0.3% in fully grown leaves and 2.5% in whole seedlings, and increased by a factor of only 1.49 as temperature increased by 10°C. No consistent cultivar effects on  $R_n$  were observed.

Respiration rates were much higher in whole seedlings than in mature leaves of developed plants, as suggested by Villar *et al.* (1995). Similarly, it was reported that respiration rates for young leaves are higher than for mature leaves, an effect that is not related to photosynthetic rate (Osaki *et al.* 2001). At the whole-plant level, higher  $R_n$  was observed for young than older lettuce plants which was explained by growth rate (van Iersel 2003). The higher  $R_n$  observed here in rice seedlings can thus be explained by the presence of growth processes in meristems, tiller buds and expanding organs (Osaki *et al.* 2001; van Iersel 2003), whereas growth respiration in mature leaves probably only served assimilate export activity but not local growth.

The observed increase in the linear slope of  $R_n$  vs. starch and soluble sugar concentrations under increased night temperature in acclimated plants indicates that higher temperatures increase respiratory assimilate demand at a given level of supply.

## Methodological and conceptual uncertainties

### *Time of night vs. $R_{night}$ measurement.*

In this study, time of night of measurement, conducted at least one hour after sunset, did not affect  $R_n$  (Fig 1S). In soybean leaves, depletion of soluble sugar content occurs within the first hour of the night, followed by a steady state (Mullen and Koller 1988). Errors in the present study from the assumption of constant  $R_n$  during the night, if any, are small because (1) no temporal trends were observed in the experiments and (2) sequential  $R_n$  measurements during the night were grouped by replication and not treatment or cultivar, avoiding temporal bias.

### *Estimation of $R_m$ from $R_{night}$ response to previous day's PAR.*

The assumption here was that growth is absent if no fresh assimilates are available. This is true in terms of biomass growth because assimilate gain is only possible in the presence of light. However, even if plant biomass growth is zero, stored assimilates (Lafarge et al. 2010) or degradation products from senescing tissue can fuel some structural growth, then involving  $R_g$  (Gifford 1995; van Iersel 2003). This is conceptually a grey area: The distinction of  $R_g$  and  $R_m$  is impossible where “reshuffling” of internal resources occurs. Severe assimilate starvation would also incur new physiological costs for cellular crisis management which would not be part of normal maintenance (Amthor 2000). Consequently,  $R_m$  and  $R_g$  can experimentally not be fully distinguished because suppressing one would affect the other.

Our main arguments for  $R_m'$  being similar to actual functional  $R_m$  are that (1) the response of  $R_n$  to light resources was linear, thus giving credence to the intercept on Y (when PAR=0) as being a baseline respiration rate; and (2) the mobilizable reserves (starch) in the leaf had disappeared under those conditions. Any longer exposure to assimilate starvation would probably trigger compensatory structural growth such as etiolation that fundamentally changes the system's behavior.

### *Extrapolation of $R_{night}$ losses from night to day and leaf to whole plant.*

Respiration was measured only at night although it is a continuous process. The estimation of the carbon cost of  $R_m$  under different temperatures, expressed as a fraction of dry matter loss per day, may be inaccurate when used as generic coefficients in plant models. Indeed, leaf respiration continues during daytime at a lower rate than at night (Brooks and Farquhar 1985; Villar et al. 1994; Pärnik and Keerberg 1995; Villar et al. 1995). At 800  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and 25°C, the ratio of day-time respiration rate over  $R_n$  was 0.4 in snow gum (Atkin et al. 2000) and 0.72 in the field for sunflower, kenaf and *Cynara* on average (Archontoulis et al. 2011). In snow gum, the leaf day-time respiration is inhibited by light between 0 and 200  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , higher light intensities having no additional effect (Atkin et al. 2000). Increased temperature caused also an increase in leaf day-time respiration. These reports indicate that day-time respiration behaves differently from  $R_n$  due to interactions with photosynthesis occurring in the same organ.

For the extrapolation of  $R_n$  to 24h, a distinction must thus be made between the leaf and the photosynthetically inactive tissues. Much greater  $R_n$  was observed in whole seedlings than in fully expanded (thus, not growing) leaves, although they had similar  $R_n$  response to the previous day's PAR. Because whole-plant  $R_n$  is proportional to plant N content (Ingram *et al.* 1991; Hirai *et al.* 1997), Penning de Vries *et al.* (1989) suggested to predict organ respiration rates based on N content. This assertion probably needs to be qualified, given the low  $R_n$  rates we observed in young but fully expanded leaves, which have a high N content (Dingkuhn *et al.* 1992a and 1992b). The respiratory activity of the plant is therefore probably concentrated in parts of the plant that are both high in N content and are growing.

Extrapolation of observed  $R_m'$  (night time) to the whole day for whole seedlings, while ignoring day-time interactions with photosynthesis (which would reduce it) and variable temperature (which would increase it), gave values of fraction of dry matter loss per day of 1.5 to 2.5%. This is similar to estimations by Penning de Vries (1972) and Penning de Vries *et al.* (1989) and slightly below values reported McCree (1982).

### Temperature, the $Q_{10}$ rule and acclimation

Short-term temperature effects on leaf  $R_n$  were linear between 19 and 31°C. Rates increased 2.4-fold from 21 to 31°C but the  $Q_{10}$  exponential rule did not apply because of the observed linearity. Other authors reported exponential temperature responses for both day-time respiration and  $R_n$  (e.g., O'Sullivan *et al.* 2013; Chi *et al.* 2013). Short-term temperature change, in contrast to long-term, is reported to have a greater effect on respiration. In wheat, respiration measured at 30°C was lower for plants acclimated to 30°C than to 25°C (Gifford 1995). The acclimation effect was strong in our study. Acclimated temperature effects for a 10 °C increase were between 1.14 and 1.67 (linear fitting) or between 1.14 and 1.82 (exponential). The instantaneous temperature response of  $R_n$  was thus about twice as strong as the acclimated response. Plants grown under low temperature are more sensitive to a short-term increase in temperature than plants grown under higher temperature (Atkin and Tjoelker 2003; Silim *et al.* 2010). The widely used but poorly tested rule of  $Q_{10}=2$  (doubling of rate as T increases by 10°C) may thus have limited validity in the field (Amthor 2000; Atkin and Tjoelker 2003).

In rice crop models (Bouman *et al.* 2001; Heinemann 2008),  $Q_{10}=2$  is frequently used to calculate  $R_m$ . Our results indicate  $Q_{10}=1.49$  for  $R_m'$  but with a large error caused by error propagation and inclusion of several experiments. Similarly, van Iersel (2006) reported acclimated  $Q_{10}$  to be between 1.35 and 1.55 for *Tagetes*.

The surprisingly uniform intercept on X for the  $R_n$  vs. temperature relationship is similar to the base temperature ( $T_b$ ) reported for development processes in rice (Dingkuhn and Miezani 1995). Since the apparent  $T_b$  for  $R_n$  was similar for plants acclimated to different temperatures, we propose that, at least in rice, temperature acclimation acts more on the slope of the temperature response than its intercept.

### Is dark respiration substrate driven?

Respiration might be affected by three parameters. One, the respiratory capacity, which can increase with temperature as suggested in this study. Two, product demand, which was highlighted through the correlation between  $R_n$  and plant N content (Ingram *et al.* 1991). However, because much N is in enzymes, this relationship may also be an indicator of the respiratory capacity. Three, the substrate availability, as reported in this study with the dependence of  $R_n$  on the previous day's incident light resources.

A linear relationship was reported here between  $R_n$  and the previous day's light resources *via* the tissue's sugar and starch concentration. Similar results were reported for *Quercus rubra* (Whitehead *et al.* 2004) and wheat (Azcon-Bieto and Osmond 1983). In our assimilate-starvation experiments, this relationship had a large positive intercept for starch ( $R_n$  continues when starch is used up), but zero intercept for soluble sugar ( $R_n$  stops when soluble sugars are missing). At least under severe starvation,  $R_m$  becomes substrate dependent and  $R_g$  is probably nil.

Crop models generally assume that  $R_m$  constitutes a fixed physiological demand at a given temperature and chemical tissue composition (e.g., Bouman *et al.* 2001). This assumption is inaccurate because physiological stresses, for example, increase the physiological costs of maintenance. For example, Asch *et al.* (2000) observed that rice produced far less biomass per unit of photosynthesis under salinity stress. Conversely, it cannot be excluded that  $R_m$  (or the fraction of  $R_n$  that is not used for growth) might depend on assimilate supply when it is high, and may to some extent be wasteful.

As pointed out by Gifford (2003), the  $R_g/R_m$  paradigm is a notional functional construct. For a modeler, the issue is to accurately predict the organism's carbon balance, and from a crop breeder's perspective it would be to minimize respiratory carbon losses, if genetic diversity for it exists. The present study found no genotypic differences, and it demonstrated a near-proportionality between  $R_n$  and assimilate resources. The strong parallel decline in carbohydrates and respiration rates with decreased irradiance lends support for the hypothesis that carbohydrate supply controls respiration rates in rice. However, we cannot exclude the possibility that in parallel with reduced substrate production, shade changed processes such as demand for respiratory product. At a given carbohydrate level, respiration in warmed plants was higher, suggesting a role in demand for ATP or other respiratory products in controlling respiration rates.

## Conclusion

This study showed that  $R_n$  in rice is driven by tissue carbohydrate status and is much more dependent, in these environmental conditions, on short-term light history than temperature if plants are acclimated. The estimated maintenance component  $R_m'$  was about 33% of  $R_n$ . Both  $R_n$  and its component  $R_m'$ , when acclimated, were less sensitive to temperature than predicted with the  $Q_{10}=2$  rule, although the instantaneous thermal response of  $R_n$  was nearly twice as steep. The  $Q_{10}=2$  paradigm thus over-estimates temperature effects on respiration in acclimated plants. Predictions of climate change impacts on vegetation biomass and crop production need more accurate models of respiration. This study provides some evidence but is insufficient to propose better models. Field-based studies are necessary to confirm these results.

## Acknowledgments

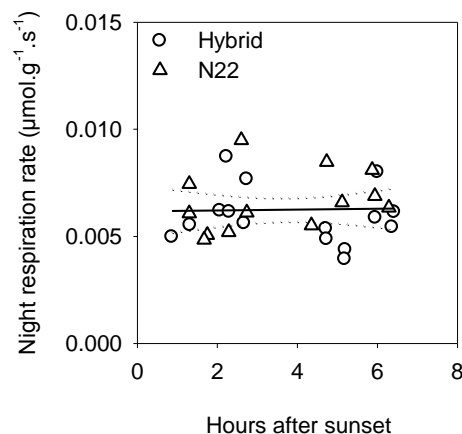
Financial support was provided by Bayer CropScience (Belgium), the Centre International de Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD, France) and the Federal Ministry for Economic Cooperation and Development (Germany). The authors would like to thank the dedicated staff of Cirad and International Rice Research Institute (IRRI, Philippines) for technical support.

## Supplementary file

### Relationship between night respiration and hour of measurement

No significant change in leaf night respiration rate ( $R_n$ ) was observed between one and eight hours after sunset for both cultivars and for both series of  $R_n$  measurements in GH experiment (slope coefficient and  $r^2$  close to zero, Fig. 1S). According to the 95% confidence interval, mean  $R_n$  did not change by more than about 10% throughout the night. A similar result was observed in GC1 and GC2 (data not shown). Thus, the time during the night was not considered in the analyses of results hereafter.

**Figure 1S:** Leaf night respiration rate for Hybrid (circles) and N22 (triangles). Plants were grown under 29/21 °C day/night in GH experiment. Linear regression both genotypes confounded:  $y = 0.000014x + 0.005365$ ,  $r^2 = 0.00024$  (n.s.). Dotted line is confidence interval (95%).



## References

- Amthor JS.** 2000. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany* **86**, 1-20.
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, and Smith M.** 1998. Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements. *FAO Irrigation and drainage paper* 56.
- Archontoulis SV, Yin X, Vos J, Danalatos NG, Struik PC.** 2011. Leaf photosynthesis and respiration of three bioenergy crops in relation to temperature and leaf nitrogen: how conserved are biochemical model parameters among crop species? *Journal of Experimental Botany*, 1-17.
- Asch F, Dingkuhn M, Dorffling K.** 2000. Salinity increases CO<sub>2</sub> assimilation but reduces growth in field-grown, irrigated rice. *Plant and Soil* **218**, 1-10.
- Atkin OK, Evans JR, Ball MC, Lambers H, Pons TL.** 2000. Leaf Respiration of Snow Gum in the Light and Dark. Interactions between Temperature and Irradiance. *Plant physiology* **122**, 915-923.
- Atkin OK, Tjoelker MG.** 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* **8**, 343-351.
- Azcon-Bieto J, Osmond CB.** 1983. Relationship between Photosynthesis and Respiration: The Effect of Carbohydrate Status on the Rate of CO<sub>2</sub> Production by Respiration in Darkened and Illuminated Wheat Leaves. *Plant physiology* **71**, 574-581.
- Bergermeyer HU, Gawehn K, Grassi M.** 1974. Methods of Enzymatic Analysis 2<sup>nd</sup> Ed. **1**, 434-435.
- Bouman BAM, Kropff MJ, Tuong TP, Wopereis MCS, Ten Berge HFM, Van Laar HH.** 2001. ORYZA2000: modeling lowland rice. *International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, and Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands*.
- Brooks A, Farquhar GD.** 1985. Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* **165**, 397-406.
- Bunce JA.** 2005. Response of respiration of soybean leaves grown at ambient and elevated carbon dioxide concentrations to day-to-day variation in light and temperature under field conditions. *Annals of Botany* **95**, 1059-1066.
- Cannell MGR, Thornley JHM.** 2000. Modelling the components of plant respiration: Some guiding principles. *Annals of Botany* **85**, 45-54.
- Cheng W, Sakai H, Yagi K, Hasegawa T.** 2009. Interactions of elevated [CO<sub>2</sub>] and night temperature on rice growth and yield. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**, 51-58.
- Chi YG, Xu M, Shen RC, Wan SQ.** 2013. Acclimation of leaf dark respiration to nocturnal and diurnal warming in a semiarid temperate steppe. *Functional Plant Biology* **40**, 1159-1167.
- Chotamonsak C, Salathe EP, Jr., Kreasuwan J, Chantara S, Siriwitayakorn K.** 2011. Projected climate change over Southeast Asia simulated using a WRF regional climate model. *Atmospheric Science Letters* **12**, 213-219.

- Dingkuhn M, Miezan KM.** 1995. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. II. Validation of photothermal constants and characterization of genotypes. *Agricultural Systems* **48**, 411-434.
- Dingkuhn M, Schnier HF, Javellana C, Pamplona R, De Datta SK.** 1992a. Effect of late season nitrogen application on canopy photosynthesis and yield of transplanted and direct seeded tropical lowland rice. I. Growth patterns and yield components. *Field Crops Research* **28**, 223-234.
- Dingkuhn M, Schnier HF, Javellana C, Pamplona R, De Datta SK.** 1992b. Effect of late season nitrogen application on canopy photosynthesis and yield of transplanted and direct seeded tropical lowland rice. II. Canopy stratification at flowering stage. *Field Crops Research* **28**, 235-249.
- Frantz JM, Cometti NN, Bugbee B.** 2004. Night temperature has a minimal effect on respiration and growth in rapidly growing plants. *Annals of Botany* **94**, 155-166.
- Gifford RM.** 1995. Whole plant respiration and photosynthesis of wheat under increased CO<sub>2</sub> concentration and temperature: Long-term vs short-term distinctions for modelling. *Global Change Biology* **1**, 385-396.
- Gifford RM.** 2003. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon cycle research. *Functional Plant Biology* **30**, 171-186.
- Heinemann AB, Dingkuhn M, Luquet D, Combres J-C.** 2008. Characterization of drought stress environments for upland rice and maize in central Brazil. *Euphytica* **162**, 395-410.
- Hirai Y, Ehara H, Tsuchiya M.** 1997. Growth respiration in rice organs as affected by nitrogen content. *Japanese Journal of Crop Science* **66**, 640-646.
- Ingram KT, Dingkuhn M, Novero RP, Wijangco EJ.** 1991. Growth and CO<sub>2</sub> assimilation of lowland rice in response to timing and method of N fertilization. *Plant and Soil* **132**, 113-125.
- Jagadish SVK, Craufurd PQ, Wheeler TR.** 2008. Phenotyping parents of mapping populations of rice for heat tolerance during anthesis. *Crop Science* **48**, 1140-1146.
- Kanno K, Mae T, Makino A.** 2009. High night temperature stimulates photosynthesis, biomass production and growth during the vegetative stage of rice plants. *Soil Science and Plant Nutrition* **55**, 124-131.
- Kanno K, Makino A.** 2010. Increased grain yield and biomass allocation in rice under cool night temperature. *Soil Science and Plant Nutrition* **56**, 412-417.
- Lafarg, T, Seassau C, Martin M, Bueno C, Clément-Vidal A, Schreck E and Luquet D.** 2010. Regulation and recovery of sink strength in rice plants grown under changes in light intensity. *Functional Plant Biology* **37**, 413-428.
- McCree KJ.** 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Šetlík I, ed. Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 221-229.
- McCree KJ.** 1982. Maintenance Requirements of White Clover at High and Low Growth Rates. *Crop Science* **22**, 345-351.



- Mohammed AR, Tarpley L.** 2010. Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *European Journal of Agronomy* **33**, 117-123.
- Mullen JA, Koller HR.** 1988. Trends in carbohydrate depletion, respiratory carbon loss, and assimilate export from soybean leaves at night. *Plant Physiol* **86**, 517-521.
- Nagarajan S, Jagadish SVK, Prasad ASH, Thomar AK, Anand A, Pal M, Agarwal PK.** 2010. Local climate affects growth, yield and grain quality of aromatic and non-aromatic rice in northwestern India. *Agriculture Ecosystems & Environment* **138**, 274-281.
- Osaki M, Shinano T, Kaneda T, Yamada S, Nakamura T.** 2001. Ontogenetic changes of photosynthetic and dark respiration rates in relation to nitrogen content in individual leaves of field crops. *Photosynthetica* **39**, 205-213.
- O'Sullivan OS, Weerasinghe KWLK, Evans JR, Egerton JJG, Tjoelker MG, Atkin OK.** 2013. High-resolution temperature responses of leaf respiration in snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) reveal high-temperature limits to respiratory function. *Plant Cell and Environment* **36**, 1268-1284.
- Pärnik T, Keerbergh O.** 1995. Decarboxylation of primary and end products of photosynthesis at different oxygen concentrations. *Journal of Experimental Botany* **46**, 1439-1477.
- Pelletier S, Tremblay GF, Bertrand A, Bélanger G, Castonguay Y, Michaud R.** 2010. Drying procedures affect non-structural carbohydrates and other nutritive value attributes in forage samples. *Animal Feed Science and Technology* **157**, 139-150.
- Peng SB, Huang JL, Sheehy JE, Laza RC, Visperas RM, Zhong XH, Centeno GS, Khush GS, Cassman KG.** 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**, 9971-9975.
- Penning de Vries F, Jansen D, ten Berge H, Bakema A.** 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Simulation Monographs. Wageningen (Netherlands): Pudoc.
- Penning de Vries FWT.** 1972. Respiration and growth. In: Rees A, Cockshull K, Hand D, Hurd R, eds. *Crops processes in controlled environments*. London: Academic Press, 327-347.
- Penning de Vries FWT.** 1975. The Cost of Maintenance Processes in Plant Cells. *Annals of Botany* **39**, 77-92.
- Peraudeau S, Roques S, Quinones O C, Fabre D, Van Rie J, Ouwerkerk BFP, Jagadish SVK, Dingkuhn M and Lafarge T.** 2015. Increase in night temperature in rice enhances respiration rate without significant impact on biomass accumulation. *Field Crops Research* **171**, 67-78.
- Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH, Sheehy JE, Thomas JMG.** 2006. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Research* **95**, 398-411.
- Silim SN, Ryan N, Kubien DS.** 2010. Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: acclimation versus adaptation. *Photosynthesis Research* **104**, 19-30.
- Thornley JHM.** 1970. Respiration, Growth and Maintenance in Plants. *Nature* **227**, 304-305.

- Thornley JHM.** 1971. Energy, Respiration, and Growth in Plants. *Annals of Botany* **35**, 721-728.
- Turnbull MH, Murthy R, Griffin KL.** 2002. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant Cell and Environment* **25**, 1729-1737.
- van Iersel MW.** 2003. Carbon use efficiency depends on growth respiration, maintenance respiration, and relative growth rate. A case study with lettuce. *Plant Cell and Environment* **26**, 1441-1449.
- van Iersel MW.** 2006. Respiratory Q(10) of marigold (*Tagetes patula*) in response to long-term temperature differences and its relationship to growth and maintenance respiration. *Physiologia Plantarum* **128**, 289-301.
- van Iersel MW, Seymour L.** 2000. Growth respiration, maintenance respiration, and carbon fixation of vinca: A time series analysis. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **125**, 702-706.
- Villar R, Held AA, Merino J.** 1994. Comparison of Methods to Estimate Dark Respiration in the Light in Leaves of Two Woody Species. *Plant physiology* **105**, 167-172.
- Villar R, Held AA, Merino J.** 1995. Dark Leaf Respiration in Light and Darkness of an Evergreen and a Deciduous Plant-Species. *Plant physiology* **107**, 421-427.
- Welch JR, Vincent JR, Auffhammer M, Moya PF, Dobermann A, Dawe D.** 2010. Rice yields in tropical/subtropical Asia exhibit large but opposing sensitivities to minimum and maximum temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 14562-14567.
- Whitehead D, Griffin KL, Turnbull MH, Tissue DT, Engel VC, Brown KJ, Schuster WSF, Walcroft AS.** 2004. Response of total night-time respiration to differences in total daily photosynthesis for leaves in a *Quercus rubra* L. canopy: implications for modelling canopy CO<sub>2</sub> exchange. *Global Change Biology* **10**, 925-938.
- Yin X, Kropff MJ, Goudriaan J.** 1996. Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. *Annals of botany. Mar* **77**, 203-213.
- Yoshida S.** 1981. *Fundamentals of Rice Crop Science*.
- Yoshida S, Forno DA, Cock JH, Gomes KA.** 1976. *Laboratory manual for physiological studies of rice. Manila, Philippines: International Rice Research Institute Press*.
- Yoshimoto M, Fukuoka M, Hasegawa T, Matsui T, Tian X, Vijayalakshmi C, Singh MP, Myint TT, Weerakoon WMW, Lafarge T, Lur, HS and Tarpley L.** 2012. MINCERnet: a global research alliance to support the fight against heat stress in rice. *Journal of Agricultural Meteorology* **68**, 149-157.

## Chapitre 3

# Analyse de sensibilité de la respiration de maintenance et du rendement à la valeur $Q_{10}$

---

### Introduction

La convention consistant à décrire l'effet thermique sur la respiration par  $Q_{10} = 2$  est devenue un dogme, dans le domaine de la modélisation des cultures, mis à mal par les écophysiologistes. Cette équation caractérise une augmentation d'un facteur 2 de la respiration pour une augmentation de 10°C de la température. Parmi les facteurs pouvant remettre en cause cette équation, plusieurs auteurs, dont Amthor (2000), suggèrent que l'acclimatation des plantes à une augmentation de la température sur le long terme réduirait la réponse de la respiration de maintenance par rapport à celle de plantes non acclimatées (augmentation instantanée de la température). De la même manière, Atkin et Tjoelker (2003), dans une revue consacrée au phénomène d'acclimatation et à la réponse des plantes à la température, rapportent que la valeur  $Q_{10}$  dépend des conditions de croissance, avec des  $Q_{10}$  plus élevées pour des températures de croissance plus froides. De plus, van Iersel (2006) montre chez *Tagetes patula* que  $R_m$  et  $R_{night}$  augmente d'un facteur 1.35 à 1.55 à une température de croissance de 30°C comparé à 20°C, mettant lui aussi en lumière l'effet de l'acclimatation sur la valeur  $Q_{10}$ .

Dans ce travail de thèse, au travers du chapitre 2, l'augmentation de  $R_m$  entre 21 et 31°C a été d'un facteur 1.49 lorsque les plantes étaient acclimatées à une température nocturne plus élevée. Ce résultat rejoint ceux de van Iersel (2006) qui rapporte qu'après acclimatation la réponse de la respiration est plus faible que sans acclimatation. Se pose alors la question de la véracité des modèles de culture qui utilise la règle du  $Q_{10} = 2$  (Penning de Vries *et al.* 1989 ; Bouman *et al.* 2001) pour prédire l'effet des changements climatiques, i.e. de l'augmentation de la température sur le long terme, sur la réponse de la  $R_m$  et par conséquent sur les rendements.

L'objectif de ce chapitre est de quantifier la variation de  $R_m$  dans les modèles de cultures et donc de la balance carbonée de la plante, lorsque les températures moyennes augmentent, en supposant deux valeurs différentes de  $Q_{10}$ . Pour ce faire, une analyse de sensibilité a été conduite sur la base d'une modélisation simple de l'accumulation de biomasse de la culture du riz au cours du cycle de développement (Dingkuhn *et al.* soumis à Field Crop Research).

## **Matériels et Méthodes**

L'analyse de sensibilité présentée dans ce chapitre s'inspire d'un article actuellement soumis à la revue *Field Crop Research* (Dingkuhn *et al.*), notamment dans la conception du modèle. Ce dernier a été réalisé à l'aide du logiciel Microsoft Excel et calcule le gain quotidien de biomasse selon les conditions de températures moyennes de l'air ( $T_{\text{moy}}$ , °C) et du rayonnement solaire (RS, MJ m<sup>-2</sup>) qui affectent la photosynthèse de la canopée et  $R_m$ . Le modèle prend en compte une dynamique forcée de l'indice foliaire (LAI) et de la teneur en azote de la plante. Cette dernière est fonction de la biomasse sèche et de la concentration optimale en azote. Cette construction du modèle était nécessaire pour prendre en compte le fait qu'à l'échelle de la canopée, la respiration est fonction de sa teneur en azote (Ingram *et al.* 1991), qui est une variable indicatrice de l'activité métabolique des tissus.

Le modèle est de nature conceptuel, simpliste et semi-quantitatif, développé uniquement pour l'évaluation d'hypothèses du même genre que celle proposée ici.

### **Sites d'étude**

*Maligaya* en saison sèche (DS) : site de Philippines Rice Research Institute (PRRI) situé à Muñoz, Nueva Ecija aux Philippines, à 48 mètres au dessus du niveau de la mer (15° 40.3'N, 120° 53.5' E). Ce site a été choisit car il sert de référence pour les variétés à haut potentiel de rendement aux Philippines.

*Parcelle de l'IRRI* en saison sèche (DS) et humide (WT), située à Los Baños aux Philippines (14° 9' N, 121° 16' E, 32 mètres d'altitude) qui a fait l'objet d'une expérimentation au cours de cette thèse.

### **Données météorologiques**

Pour le site Maligaya,  $T_{\text{moy}}$  et RS correspondent aux relevés compris entre le 25 Décembre 2012 et le 23 Avril 2013. Pour le site de l'IRRI, en saison sèche  $T_{\text{moy}}$  et RS ont été relevés entre le 26 Janvier 2013 (date de semis correspondant à l'expérimentation menée au cours de cette thèse) et le 25 Mai 2013 ; en saison humide ils ont été relevés entre le 15 Juin 2013 et le 12 Octobre 2013.

### **Génotype**

Le modèle a été calibré sur le développement et les performances de la variété NSIC-Rc240 qui a eu les meilleurs rendements durant l'année 2013, dans les conditions tropicales et humides du PRRI.

## Constantes utilisées

*Phénologie.* Le modèle a été conçu pour que la floraison soit atteinte 90 jours après semis et la maturité 120 jours après semis.

*Rayonnement PAR ( $PAR$ ,  $MJ\ m^{-2}$ ).* Le rayonnement solaire a été converti en rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) via un coefficient de 0.49.

*Index de surface foliaire (LAI).* Une augmentation exponentielle du LAI a été imposée jusqu'à une valeur de 1.5 (34 jours après semis) suivie d'une augmentation linéaire jusqu'à LAI = 7 (72 jours après semis). Cette valeur de LAI a été maintenue jusqu'à 81 jours après semis puis une décroissance linéaire a été imposée jusqu'à maturité avec LAI = 1 au final.

*Rayonnement intercepté ( $PAR_i$ ,  $MJ\ m^{-2}$ ).* Le rayonnement PAR intercepté par la canopée a été calculée de la manière suivante :  $PAR_i = PAR * (1 - e^{(-K_{df} * LAI)})$  où PAR est en  $MJ\ m^{-2}$  et  $K_{df}$  est le coefficient de diffusion fixé à 0.55 dans ce travail.

*Coefficient de conversion ( $K_{conv}$ ).* Ce coefficient, fixé à  $5\ gCH_2O\ MJ^{-1}$  dans ce modèle, traduit la conversion du  $PAR_i$  en biomasse  $CH_2O$ . Il est supérieur au coefficient de conversion habituellement utilisé, 2 à  $3\ gCH_2O\ MJ^{-1}$  (Penning de Vries *et al.* 1989), mais prend en compte la  $R_m$ . La valeur 5 a été choisie empiriquement en calibrant le modèle sur les valeurs de biomasse observée dans l'environnement et la saison d'étude du site Maligaya.

*Photosynthèse de la canopée ( $P$ ,  $gCH_2O\ m^{-2}\ d^{-1}$ ).* Le taux de photosynthèse journalier a été calculé en tenant compte de la photorespiration et de la respiration de croissance mais en excluant la  $R_m$ . L'équation suivante a été utilisée :  $P = PAR_i * K_{conv}$ .

*Surface foliaire spécifique (SLA,  $m^2\ g^{-1}$ ).* Une décroissance linéaire de la surface foliaire spécifique a été imposée de  $0.050\ m^2\ g^{-1}$  jusqu'à  $0.022\ m^2\ g^{-1}$  à 76 jours après semis. Ensuite elle a été maintenue constante jusqu'à maturité ce qui est cohérent avec les résultats publiés dans la littérature (Asch *et al.* 1999).

*Biomasse foliaire ( $g\ m^{-2}$ ).* La biomasse foliaire quotidienne a été calculée comme le rapport du LAI sur le SLA.

*Absorption de l'azote.* L'absorption de l'azote a été basée sur la demande des organes selon leur biomasse. Pour les feuilles, la teneur en azote par unité de surface (NLA) a été fixée à  $1.4\ g\ m^{-2}$  ce qui correspond à la plus forte teneur en azote des feuilles observée durant la saison sèche au PRRI. En multipliant la NLA par la SLA on obtient la teneur massique en azote des feuilles en  $gN\ g^{-1}$ . Pour les autres organes, une concentration de  $0.01\ gN\ g^{-1}$  a été utilisée. Ces valeurs ont été adaptées d'une étude menée sur le même site, en saison sèche, en 1988 (Schnier *et al.* 1990a et b).

*Respiration de maintenance ( $R_m$ ,  $g\ m^{-2}\ d^{-1}$ ).* La respiration de maintenance à 25°C a été calculée de la manière suivante  $R_{m25} = N_{crop} * K_{rm25}$  où  $N_{crop}$  est la quantité d'azote de la culture ( $g\ m^{-2}$ ) et  $K_{rm25}$  est un coefficient pour  $R_m$  qui traduit la conversion de masse de N en masse de  $CH_2O$ . À une température de référence de 25°C,  $K_{rm25} = 1$  a été identifié comme cohérent avec les résultats du modèle de culture ORYZA2000 qui calcule  $R_m$  en fonction de la biomasse, pondérée par la teneur en azote caractéristique des différents organes (Bouman *et al.* 2001).

*Accumulation de la biomasse aérienne par la culture ( $g\ m^{-2}\ d^{-1}$ ).* L'accumulation de la biomasse aérienne journalière est calculée de la manière suivante :  $Bio_{crop} = P - R_m$ . Ce calcul est ajusté en tenant compte de la fraction minérale absorbée qui correspond à environ 11% de la biomasse  $CH_2O$  (Lanning 1963).  $Bio_{crop}$  est alors égal à  $(P - R_m)/(1-0.11)$ .

*Rendement en grain ( $g\ m^{-2}$ ).* Le rendement en grain à 14% d'humidité a été calculé avec un indice de récolte de 0.5 de la manière suivante :  $Rdmt = Bio_{crop120} * 0.5$  où  $Bio_{crop120}$  est la biomasse totale de la plante ( $g\ m^{-2}$ ) à maturité (120 jours après semis).

### Paramètres modulables

Le calcul de  $R_m$  à une température autre que 25°C (référence) suit l'équation suivante :  $R_{mT_{moy}} = K_{rm25} * Q_{10}^{(T_{moy}-25)/10}$  où  $Q_{10}$  est le coefficient par lequel augmente la  $R_m$  lorsque la température augmente de 10°C.

Dans ce chapitre, le  $Q_{10}$  a été fixé à 2 (valeur largement utilisée mais peu vérifiée) ou à 1.5 (résultat issu du chapitre 2). La  $T_{moy}$  correspond soit à la température réelle observée ( $T_{obs}$ ), soit à une augmentation de 2°C ( $T_{+2}$ ) ou de 4°C ( $T_{+4}$ ) de  $T_{obs}$ .

### Dépendance entre $Q_{10}$ , $K_{rm}$ et température de référence

La valeur  $Q_{10}$  traduit l'effet relatif de la température sur un processus biologique, ici la respiration. Le coefficient  $K_{rm25}$  permet de convertir cet effet relatif en valeur absolue par rapport à une température de référence, qui est de 25°C dans ce travail. La température de référence, choisie arbitrairement, nécessite l'ajustement du coefficient  $K_{rm}$  afin que  $R_m$  corresponde à la réalité. À une température de référence de 25°C,  $K_{rm25} = 1$  est cohérent avec les résultats du modèle ORYZA2000 et est équivalent, par exemple, à  $K_{rm21} = 0.758$  pour une température de référence de 21°C. Ainsi, pour une valeur de  $Q_{10}$  donnée, la température de référence choisie a peu d'importance car l'ajustement du coefficient  $K_{rm}$  permet d'obtenir des valeurs réalistes de  $R_m$ .

Dans ce travail, les températures observées ( $T_{obs}$ ) constituent la base du scénario climatique de référence auquel on applique un  $Q_{10}$  égal à 2 ou à 1.5. Dans ce scénario de référence, il est nécessaire d'obtenir des valeurs de  $R_m$  identiques quelque soit le  $Q_{10}$ , car dans un environnement climatique donné, une plante donnée est toujours caractérisée par le même  $R_m$ .

Ainsi, dans le scénario de référence, la valeur  $Q_{10} = 2$  induit une  $R_m$  donnée et la valeur  $Q_{10} = 1.5$  doit être ajusté via le coefficient  $K_{rm}$  ( $Q_{1.5norm}$ ) pour correspondre aux mêmes valeurs de  $R_m$  et donc de production de biomasse qu'à  $Q_{10} = 2$  (Table 1).

## Scénarios

Dans le but d'évaluer l'impact de l'augmentation des températures et de la valeur  $Q_{10}$  sur le rendement sur chaque sites/saisons de culture, six scénarios ont été mis au point (Table 1). Comme expliqué ci-dessus, pour comparer de manière plus précise l'effet du  $Q_{10}$  et de l'augmentation des températures, un ajustement du coefficient  $K_{rm25}$  a été réalisé pour les trois scénarios  $Q_{1.5norm}$  permettant d'avoir, pour le scénario de référence ( $T_{obs}$ ) la même  $R_m$  pour  $Q_{10} = 2$  et  $Q_{10} = 1.5$ .

**Table 1** : Valeurs absolues des paramètres modulables selon les scénarios envisagés.

Site	Paramètre	Scénario					
		$Q2, T_{obs}$	$Q2, T_{+2}$	$Q2, T_{+4}$	$Q1.5_{norm}, T_{obs}$	$Q1.5_{norm}, T_{+2}$	$Q1.5_{norm}, T_{+4}$
Maligaya	$Q_{10}$	2	2	2	1.5	1.5	1.5
	$T^{\circ}C$	$T_{obs}$	$T_{+2}$	$T_{+4}$	$T_{obs}$	$T_{+2}$	$T_{+4}$
	$K_{rm25}$				1.1048	1.1048	1.1048
	IRRI (DS)						
	$K_{rm25}$	1	1	1	1.0955	1.0955	1.0955
IRRI (WT)	$K_{rm25}$				1.0835	1.0835	1.0835

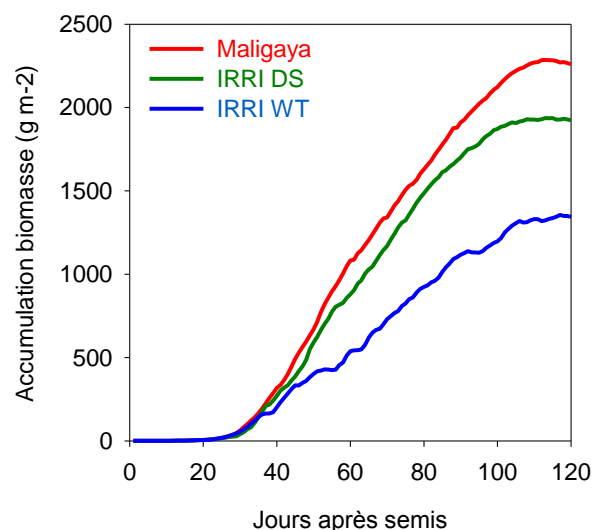
## Résultats - Discussion

### Comparaison des sites et saisons de culture

L'accumulation de la biomasse simulée au cours du cycle de culture en saison sèche, est nettement supérieur sur le site de Maligaya comparé au site de l'IRRI (Figure 1). Ceci s'explique par un rayonnement plus important à Maligaya avec  $9.9 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  de PAR comparé à celui du site de l'IRRI DS ( $8.6 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Cette augmentation du rayonnement induit une augmentation de la photosynthèse et donc une augmentation de la biomasse. Pour les mêmes raisons, l'accumulation de biomasse sur le site de l'IRRI WT est plus faible que sur les deux autres ( $7.0 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  de PAR).

Les températures moyennes journalières, sur l'ensemble du cycle de culture, étaient très similaires entre les sites avec  $27.1^{\circ}C$  (Maligaya et IRRI DS) et  $27.8^{\circ}C$  (IRRI WT) et les différences de température entre les sites ont donc eu un impact limité sur la  $R_m$  et *a fortiori* sur les pertes de biomasse.

**Figure 1 :** Accumulation de la biomasse (fraction minérale incluse) par unité de surface au cours du cycle de développement de la culture selon le scénario Q2,  $T_{obs}$ . Trois environnements ont été modélisés : Maligaya (rouge), IIRI DS (saison sèche, vert) et IIRI WT (saison humide, bleu).



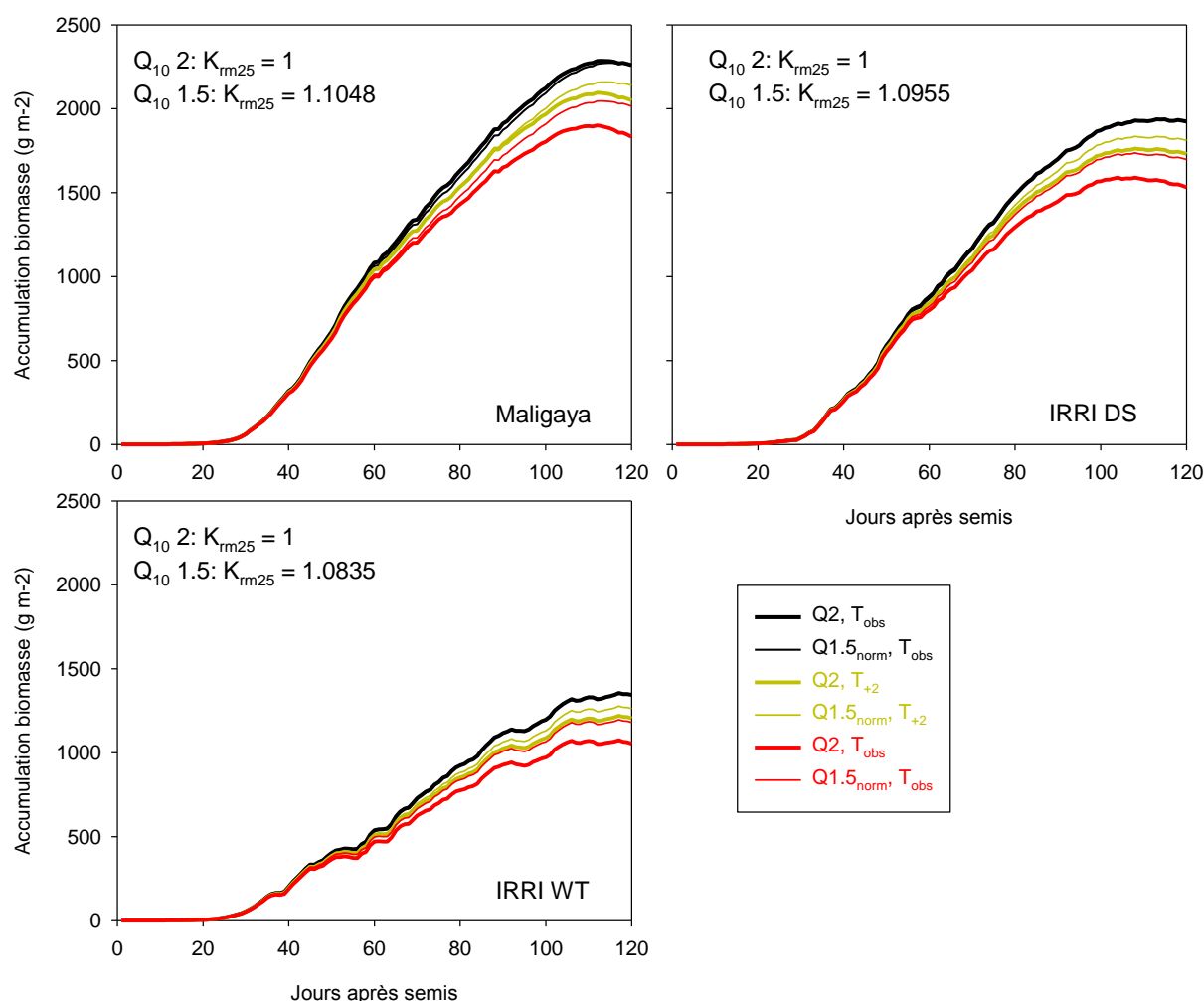
### Interaction $Q_{10}$ et température

L'hypothèse du  $Q_{10} = 2$  utilisé dans certains modèles de cultures (Penning de Vries *et al* 1989 ; Bouman *et al* 2001) ne semble pas se vérifier en situation d'acclimatation (Amthor 2000 ; van Iersel 2006). La figure 2 et la table 2 présentent l'impact de l'augmentation des températures selon la valeur du  $Q_{10}$  sur la biomasse à maturité, le rendement en grain et les pertes de biomasse cumulées dues à  $R_m$ . Afin que la comparaison soit plus précise, le modèle a été calibré de façon à ce que ces trois composantes soit équivalentes à  $T_{obs}$  quelque soit le  $Q_{10}$  (cf. matériels et méthodes). On constate que l'augmentation des températures moyennes augmente la perte de biomasse par  $R_m$  qui induit une diminution de la biomasse à maturité et donc du rendement (Figure 2, Table 2). Cette augmentation des pertes de biomasse via  $R_m$  est d'autant plus importante que la température moyenne journalière et la valeur  $Q_{10}$  augmentent. À  $T_{+2}$ , les pertes de biomasse à maturité sont estimées à 9.3% ( $Q_{10} = 2$ ) et 5.4% ( $Q_{10} = 1.5$ ) alors qu'à  $T_{+4}$  elles sont estimées à 18.9% ( $Q_{10} = 2$ ) et 10.8% ( $Q_{10} = 1.5$ ). Ainsi, dans notre simulation, une augmentation de 2°C de la température, combinée à un  $Q_{10} = 2$  aurait un impact à peu près équivalent à une augmentation de 4°C mais avec un  $Q_{10} = 1.5$  (Figure 2, Table 2). Ceci montre bien que l'impact de l'augmentation des températures sur la biomasse et le rendement, est très dépendant du calcul de  $R_m$ . Ainsi,  $Q_{10} = 1.5$  tempère les effets négatifs de l'augmentation des températures estimés par  $Q_{10} = 2$ .

Cet effet négatif, simulé, de la température sur la production de biomasse et le rendement est composé d'un effet direct de la température sur  $R_m$  via le  $Q_{10}$  et d'un effet rétroactif indirect de la température sur  $R_m$  via la diminution de la biomasse par unité de surface qui induit une diminution de la quantité d'azote et donc de  $R_m$ .

La production de biomasse et le rendement, seront affectés par l'augmentation globale des températures prévues dans les années à venir (IPCC 2013). La modélisation de ces futures performances nécessitera la prise en compte de la notion d'acclimatation.





**Figure 2 :** Accumulation de la biomasse aérienne au cours du cycle de développement en fonction de la température ( $T_{obs}$  ou  $T_{+2}$ ) et du  $Q_{10}$  (2 ou  $1.5_{norm}$ ).

**Table 2 :** Effet de la valeur  $Q_{10}$  et de l'augmentation des températures sur la biomasse aérienne à maturité (minéraux inclus), le rendement en grain et les pertes cumulées due à  $R_m$  sur le site de Maligaya.

Site	Température	$Q_{10}$	Biomasse à maturité		Rendement en grain		Pertes $R_m$	
			g.m <sup>-2</sup>	%	g.m <sup>-2</sup>	%	g.m <sup>-2</sup>	%
Maligaya	Tobs	2	2260		1017		2045	
		$1.5_{norm}$	2260		1017		2044	
	T+2	2	2049	-9.3	922	-9.3	2235	+9.3
		$1.5_{norm}$	2139	-5.4	962	-5.4	2153	+5.5
	T+4	2	1833	-18.9	825	-18.9	2430	+18.8
		$1.5_{norm}$	2015	-10.8	907	-10.8	2264	+10.8

Il est à noter que dans le modèle présenté ici, la photosynthèse (qui tient compte de la respiration de croissance) est découplée de la température car dans les conditions de l'étude,  $T_{obs}$  est très proche de l'optimum de fonctionnement de la Rubisco et la photosynthèse est alors largement affectée par le rayonnement. De plus, la respiration de croissance n'est a priori pas directement affectée par la température contrairement à  $R_m$ . L'impact similaire de

l'augmentation de la température sur la biomasse à maturité et sur le rendement en grain tient au fait que l'hypothèse d'un indice de récolte inchangé, quelques soient ces conditions de développement, ait été pris en compte.

## **Conclusion**

Les effets de l'augmentation des températures sur la production de biomasse et les rendements, sont largement affectés par le calcul de  $R_m$  et donc par la valeur  $Q_{10}$  utilisée dans les modèle de culture. En effet, l'hypothèse du  $Q_{10} = 2$  augmente de 4% l'effet négatif de l'augmentation des températures de 2°C par rapport à l'hypothèse de  $Q_{10} = 1.5$  et cet écart croît à mesure que la température augmente.

Dans le contexte global des changements climatiques au cours duquel les températures moyennes vont augmenter dans les années à venir, l'amélioration du calcul de  $R_m$  et donc de la prévision des futurs rendements, passera nécessairement par l'amélioration des connaissances de la réponse de la respiration à l'augmentation de température à long terme. D'une manière générale, la prise en compte des interactions entre photosynthèse et les deux composantes fonctionnelles de la respiration (maintenance et croissance) lorsque les températures s'élèvent sera aussi un enjeu majeur, car de ces trois processus dépend une grande partie de l'accumulation nette de biomasse.

La prise en compte de l'augmentation de la concentration en  $CO_2$ , elle aussi associée aux changements climatiques, est nécessaire car elle a un effet positif sur la photosynthèse. Cependant, cet effet positif serait, en partie ou en totalité, contre balancé, dans des proportions encore méconnues, par l'augmentation de la respiration due à l'augmentation des températures.

Ici, le ratio photosynthèse: $R_m$  est une piste de travail dans l'amélioration variétale. De nouvelles plantes types qui correspondraient à un idéal en termes de performance, associeraient un taux de photosynthèse post-floraison élevé (ce qui est fonction de la sénescence terminale) et un taux de  $R_m$  à l'échelle de la plante plutôt faible (ce qui est fonction de la biomasse et de sa teneur en azote), permettant de maximiser l'accumulation de biomasse et ainsi d'augmenter les rendements (Dingkuhn *et al*, soumis à Field Crop Research).

## Références

- Amthor JS.** 2000. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany* **86**, 1-20.
- Asch F, Sow A, Dingkuhn M.** 1999. Reserve mobilization, dry matter partitioning and specific leaf area in seedlings of African rice cultivars differing in early vigor. *Field Crops Research* **62**, 191-202.
- Atkin OK, Tjoelker MG.** 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* **8**, 343-351.
- Bouman BAM, Kropff MJ, Tuong TP, Wopereis MCS, Ten Berge HFM, Van Laar HH.** 2001. *ORYZA2000: modeling lowland rice*. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, and Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands.
- Ingram KT, Dingkuhn M, Novero RP, Wijangco EJ.** 1991. Growth and CO<sub>2</sub> assimilation of lowland rice in response to timing and method of N fertilization. *Plant and Soil* **132**, 113-125.
- IPCC.** 2013. Climate change 1013: The Physical Science Basis.
- Lanning FC.** 1963. Plant Constituents, Silicon in Rice. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **11**, 435-437.
- Penning de Vries F, Jansen D, ten Berge H, Bakema A.** 1989. *Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Simulation Monographs*. Wageningen (Netherlands): Pudoc.
- Schnier HF, Dingkuhn M, De Datta SK, Mengel K, Faronilo JE.** 1990a. Nitrogen Fertilization of Direct-Seeded Flooded vs. Transplanted Rice: I. Nitrogen Uptake, Photosynthesis, Growth, and Yield. *Crop Sci.* **30**, 1276-1284.
- Schnier HF, Dingkuhn M, De Datta SK, Mengel K, Wijangco E, Javellana C.** 1990b. Nitrogen Economy and Canopy Carbon Dioxide Assimilation of Tropical Lowland Rice. *Agron. J.* **82**, 451-459.
- van Iersel MW.** 2006. Respiratory  $Q_{10}$  of marigold (*Tagetes patula*) in response to long-term temperature differences and its relationship to growth and maintenance respiration. *Physiologia Plantarum* **128**, 289-301.

# Synthèse

---

Les objectifs de cette thèse étaient de quantifier les effets, chez le riz, d'une augmentation de la température nocturne, d'une part sur la respiration et l'une de ses composantes, la respiration de maintenance, d'autre part sur l'accumulation de biomasse et le rendement en grains, et de déterminer l'enjeu d'améliorer les modèles de culture à la lumière des résultats des points précédents.

La température nocturne a été augmentée dans nos expérimentations d'environ 2 à 5°C, afin qu'elle soit cohérente avec les scénarios climatiques prédits pour les années à venir, et une amplitude thermique jour/nuit a été maintenue pour correspondre au mieux aux conditions naturelles. Huit cultivars représentant les écotypes indica, aus, japonica et sadri/basmati ont été étudiés en serres et/ou au champ et/ou en chambres de culture. Plusieurs paramètres, notamment la biomasse à floraison et à maturité, la surface foliaire de la plante, la surface foliaire spécifique et les composantes du rendement ont été caractérisés aux différents stades du développement. À l'échelle de la feuille, des mesures de respiration, cohérentes avec les mesures réalisées sur plantes entières, et des analyses de teneurs en carbohydrates non structuraux ont été conduites. Enfin, dans le but d'étudier plus finement la relation entre respiration et température, la variation artificielle de la ressource carbonée sous l'effet d'un ombrage, a permis d'estimer la respiration de maintenance et d'observer sa réponse face à l'augmentation, à court et long terme, de la température nocturne.

Les principaux résultats amenant des réponses aux questions de recherche posées en amont de ce travail dans la section « Objectifs de la thèse et présentation des chapitres » sont les suivants :

- L'augmentation modérée de la température nocturne a-t-elle un impact sur la production de biomasse et l'élaboration du rendement ?

Dans les conditions environnementales de ce travail, l'augmentation modérée de la température nocturne n'a pas significativement affecté la production de biomasse et de grains pour les écotypes indica et aus. À l'inverse, une diminution significative du rendement a été observée pour les cultivars Cocodrie et M202 (japonica) qui sont identifiés dans la littérature comme sensibles à l'augmentation de la température nocturne (Cocodrie) ou diurne (M202).

- Dans quelle mesure la respiration nocturne, processus clef des échanges gazeux, est-elle affectée par la température nocturne et peut-elle être associée à la production de biomasse et au rendement ?

La respiration nocturne a augmenté significativement suite à l'augmentation modérée de la température nocturne. Cependant, la perte de biomasse due à cette augmentation de la respiration était trop faible pour réduire significativement la biomasse sèche totale de la plante et le rendement en grains.

- Comment évolue la respiration nocturne en réponse à une augmentation de la température nocturne instantanée (sans acclimatation) ou sur le long terme (acclimatation) ?  
Que ce soit avec ou sans acclimatation, la respiration nocturne a significativement augmenté suite à une augmentation de la température nocturne. Cependant, après acclimatation, l'amplitude de l'augmentation de la respiration est plus faible que sans acclimatation.

- Quelles sont les interactions entre respiration nocturne, température nocturne et rayonnement durant le jour qui précède les mesures nocturnes ?

Dans ce travail, la teneur en carbohydrates non structuraux des feuilles a été linéairement et positivement corrélée à la respiration foliaire quelque soit la température de croissance. Cependant, la température a induit une augmentation de la respiration indépendante de la teneur en carbohydrates des feuilles et donc du rayonnement.

- Comment évolue la respiration de maintenance suite à une augmentation de la température nocturne sur le long terme ?

La respiration de maintenance, identifiée dans la littérature comme la composante fonctionnelle de la respiration sensible aux variations de la température, a augmenté lorsque la température nocturne a augmenté.

- Quelle est la sensibilité de la modélisation de la respiration de maintenance et de la production de biomasse à la valeur  $Q_{10}$  ?

La valeur  $Q_{10}$ , communément fixée à 2 dans les modèles de cultures, caractérise la réponse de la respiration à une augmentation de 10°C de la température et par conséquent est une variable déterminante dans l'estimation de la production de biomasse et du rendement. Après acclimatation, une valeur de  $Q_{10}$  fixée à 1.5 semble plus proche des résultats obtenus au cours de cette étude, alors qu'une valeur de  $Q_{10}$  égal à 2 correspondrait davantage à la réponse de plantes non-acclimatées.

## Discussion générale

---

### ***Scénarios climatiques et conditions environnementales de l'étude***

Dans la majorité des expérimentations destinées à étudier l'effet des températures nocturnes et publiées dans la littérature, une augmentation importante de la température nocturne a été imposée de manière à identifier le (les) processus impliqué(s) dans la réponse des plantes à ces nouvelles conditions environnementales. Dans ce travail, le choix d'une augmentation modérée de la température nocturne a été fait, afin de quantifier l'impact réel de ces nouvelles conditions sur la croissance des plants de riz. Ainsi, la température nocturne établie ici a été ajustée pour correspondre aux résultats des études de Peng *et al.* (2004) et de Welch *et al.* (2010). En ce qui concerne le traitement INT, l'augmentation de la température nocturne fut basée sur les résultats rapportés par Chotamonsak *et al.* (2011) à l'horizon 2050 en Asie du Sud-Est. Ces conditions de températures, 29/21°C ou 29/26°C (nuit/jour) en serres et chambres de culture, sont réalistes mais ne peuvent pas représenter à elles seules l'ensemble des conditions environnementales dans lesquels le riz est cultivé. Par exemple, lors de l'expérimentation au champ à la station expérimentale de l'IRRI, le semis effectué a été tardif pour la saison sèche ce qui a induit des conditions différentes de températures de croissance avec des valeurs moyennes de 30/25°C (jour/nuit). Ces températures plus élevées amènent à réfléchir sur le choix de retarder le semis qui après coup ne semblait pas nécessaire, d'autant plus que cela a probablement entraîné des dégâts à maturité en raison de l'attaque d'oiseaux.

Outre la température nocturne, l'amplitude thermique entre le jour et la nuit est aussi une variable à prendre en compte. De nombreuses études n'ont pas maintenu de différences de température jour/nuit lors du traitement de température nocturne élevée, alors que dans les conditions naturelles présentes et futures, une amplitude thermique est toujours présente même si elle a tendance à diminuer avec les années. Le rôle de cette amplitude thermique sur le comportement des plantes est méconnu mais son absence les affecte, confortant l'idée de conserver une amplitude raisonnable dans les expérimentations (Yin *et al.* 1996).

## ***Choix des cultivars***

Dans ce travail, une présélection de quatorze cultivars a été étudiée dans les conditions environnementales des serres (GH1, Montpellier, France). Parmi ces quatorze cultivars, étaient présents ceux répertoriés dans la littérature comme sensible (Cocodrie, M202 et Gharib) ou tolérant (N22) à l'augmentation de la température diurne et/ou nocturne. Hormis Gharib qui ne s'est pas développé normalement dans nos conditions, Cocodrie, M202 et N22 ainsi que cinq autres cultivars, ont présentés des performances satisfaisantes dont les résultats ont été présentés dans le chapitre 1. Ces huit cultivars ont été sélectionnés sur leurs contrastes en termes d'architecture, de durée de cycle et de potentiel de rendement. Suite à son développement anormal en serre, Gharib n'a pas été utilisé au champ alors qu'il semble se développer correctement dans les conditions environnementales de l'IRRI (Shi *et al.* 2012) où il est considéré comme un témoin sensible. Son étude aurait permis de confronter son comportement vis-à-vis de l'augmentation de la température nocturne à celui de N22 qui est une référence en termes de tolérance.

Outre le choix des cultivars selon leur tolérance à l'augmentation de la température nocturne, le choix d'un panel homogène en termes de durée de cycle aurait permis d'imposer l'augmentation de la température à un stade de développement similaire pour tous les cultivars. La sensibilité accrue de certains stade développement à l'augmentation de la température nocturne, si elle existe, n'étant pas encore clairement établie, des durées de cycle de développement similaires aurait permis de mieux comparer le comportement des cultivars entre eux. Les mesures de la respiration et la quantification des teneurs en carbohydrates non-structuraux auraient elles aussi étaient réalisées à des stades de développement similaires ce qui aurait, en plus, facilité la gestion de l'expérimentation.

## ***Expérimentation au champ, en serre ou en chambre de culture ?***

Dans ce travail, les expérimentations ont été conduites au champ, en serres et en chambres de culture. La serre et la chambre de culture sont deux environnements permettant de contrôler la température précisément tout au long du cycle de développement et d'en imposer une augmentation relativement élevée comparé à ce qui est possible de faire expérimentalement au champ. En revanche, les variations naturelles de température ne sont plus prises en compte supprimant les effets à court-terme. De plus, les sollicitations mécaniques liées au vent et à la pluie et les interactions biotiques ne sont pas présentes dans ces environnements artificiels. L'expérimentation au champ a eu pour principale limite la capacité à augmenter suffisamment la température de la canopée, dans un système totalement ouvert, et surtout du méristème en raison de la couverture avancée de la canopée au moment de l'établissement du traitement, soit après l'initiation paniculaire. Une solution, déjà mise en place, pour augmenter la température nocturne de manière plus importante au champ est de recouvrir, uniquement la nuit, la parcelle concernée à l'aide de tentes équipées de climatiseurs (Shi *et al.* 2012). Via ce système le delta de température entre le traitement contrôle et le

traitement de température nocturne élevé est plus important mais en contrepartie, les conditions environnementales sont moins naturelles : absence de stress mécanique nocturne (vent et pluie par exemple) et possible augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> pendant la nuit.

En ce qui concerne le rayonnement, le champ est certainement le plus adapté car la structure métallique et les parois vitrées de la serre en absorbent une partie. En chambre de culture, la principale limite est la relative faiblesse de l'intensité lumineuse que l'éclairage artificielle permet d'atteindre, bien en-deçà de ce qui est mesuré en serre ou au champ. Ceci est partiellement compensé par la constance de l'éclairage qui cumulé sur une journée, permet de diminuer la différence avec les observations effectuées en serre et au champ.

Un autre point important est le taux d'humidité qui est difficilement maîtrisable de nuit dans une serre ou une chambre de culture. En effet, la nécessité de maintenir une lame d'eau dans ce travail et l'absence d'extracteur d'air sont deux paramètres qui ont concouru à l'augmentation de l'humidité relative, principalement la nuit lorsque les températures sont faibles. Ceci a été problématique pour les mesures des échanges gazeux qui furent alors plus compliquées.

En résumé, pour ce qui est des mesures de processus physiologiques comme les échanges gazeux, l'avantage de la chambre de culture est que chaque jour est similaire au précédent ce qui réduit la variabilité des mesures. L'avantage de la serre est que les conditions lumineuses se rapprochent de celles du champ et permettent d'appréhender la variabilité des mesures que l'on peut obtenir en condition réelle. Ces deux types de structures permettent de travailler dans un environnement confortable et de réaliser des mesures précises. Cependant, bien qu'il soit plus difficile de travailler en conditions naturelles, surtout en utilisant des appareils sensibles à l'environnement, électroniques, lourds et fragiles en ayant les pieds dans la boue gorgée d'eau, les mesures au champ sont primordiales. En effet, dans le cadre de ce travail, elles permettent d'identifier les valeurs absolues de respiration qui peuvent être affectées par d'autres paramètres environnementaux que la température et le rayonnement et de vérifier que les mesures obtenues en conditions contrôlées ont un sens agronomique.

### ***Augmentation de la respiration et perte de biomasse***

Contrairement à la corrélation négative entre rendement et augmentation de la température nocturne observée par Peng *et al.* (2004) chez IR72 (indica), aucun effet négatif n'a été mis en évidence dans notre travail sur les écotypes indica et aus. Cependant, une diminution des rendements a été observée chez les cultivars japonica et concorde avec plusieurs études (Kanno *et al.* 2009 ; Mohammed and Tarpley 2009a ; Kanno et Makino 2010 ; Nagarajan *et al.* 2010 ; Shi *et al.* 2012). Ces résultats suggèrent une sensibilité accrue des écotypes japonica à l'augmentation de la température nocturne mais nécessite des études plus approfondies sur cet aspect.



Quoiqu'il en soit, l'augmentation de la respiration et donc de la perte en biomasse lorsque la température nocturne augmente, n'a pas été associée à une diminution significative de l'accumulation de biomasse à maturité (chapitre 1) mais reste cohérente, en termes de magnitude, avec les résultats présentés dans le chapitre 3. L'hypothèse de l'implication de la respiration dans un éventuel déclin de la production en grains n'est donc pas à écarter car l'augmentation de la respiration représente bel et bien un coût pour la plante. Ce coût pourrait être partiellement compensé par l'augmentation de l'accumulation de biomasse suggérée par la diminution de la surface foliaire spécifique bien que celle-ci soit plutôt marginale (chapitre 1).

Des résultats contradictoires sur l'effet de l'augmentation de la température nocturne sur la photosynthèse ont été publiés. Chez le riz et le peuplier, l'augmentation de la photosynthèse a été observée suite à l'augmentation de la température nocturne (Turnbull *et al.* 2002 ; Kanno *et al.* 2009). À l'inverse, d'autres études confortées par notre travail, n'ont pas mis en évidence d'effet de la température nocturne sur la photosynthèse (Frantz *et al.* 2004 ; Mohammed et Tarpley 2010). En théorie, la photosynthèse au lever du jour pourrait augmenter en réponse à l'augmentation de la respiration et donc à la diminution de la quantité de carbohydrates dans la plante. Cependant, le seuil de carbohydrates en deçà duquel la photosynthèse serait favorisée est autant méconnu que son lien avec l'augmentation de la température nocturne et que les interactions entre photosynthèse et respiration. Une étude a montré qu'une diminution de la température nocturne de 15 à 9°C durant neuf jours induit une diminution de la photosynthèse, en partie due à la diminution de l'activité de la Rubisco (Liu *et al.* (2012)). Ce résultat est un exemple des interactions qui peuvent exister entre photosynthèse et température nocturne, dans lesquels la respiration pourrait avoir un rôle, jusqu'à présent méconnu.

Des études complémentaires, en lien avec la croissance des plantes, concernant les interactions entre température nocturne/photosynthèse et entre respiration/photosynthèse sont nécessaires. De plus, des études sur le taux de respiration de jour permettraient d'améliorer la précision du bilan carboné à l'échelle de plante. La respiration de jour est souvent rapportée comme étant plus faible que celle de nuit, mais avec des proportions de respiration de croissance et de maintenance et leur réponse à la température pas clairement établies.

### ***Réponse de la respiration à l'augmentation de la température nocturne***

L'augmentation instantanée de la respiration lorsque la température augmente a été observée à plusieurs reprises et a été largement publiée. Cette augmentation est exponentielle pour une large gamme de température allant de 10 à 35°C (Chi *et al.* 2013), voire de 10 à plus de 50°C avec une augmentation très marquée de la respiration au-delà de 40°C (O'Sullivan 2013). Dans notre travail, dans une gamme de température plus cohérente avec celles prédites par les futurs scénarios climatiques, la relation entre l'augmentation instantanée de la température et la respiration a été strictement linéaire. Entre 21 et 31°C la respiration a

augmenté d'un facteur 2.4, ce qui est cohérent avec les réponses de la respiration à la température sans acclimatation (Chi *et al.* 2013).

Cependant, selon les conditions thermiques de croissance, la réponse de la respiration à la température peut considérablement changer (Atkin et Tjoelker 2003). Suite à l'augmentation de la température de 10°C sur le long terme, la respiration augmente d'un facteur 1.35 à 1.55 chez *Tagetes patula* (van Iersel 2006) alors que sans acclimatation elle augmente d'un facteur souvent supérieur à 2. La respiration de maintenance ( $R_m$ ) qui est la composante fonctionnelle de la respiration *a priori* la plus sensible à la température, est elle aussi largement affectée par l'acclimatation des plantes. Alors que sans acclimatation, le  $Q_{10}$  de  $R_m$  est supposé être de 2 (Penning de Vries *et al.* 1989 ; Amthor 2000 ; Bouman *et al.* 2001), celui-ci diminue à 1.5 après acclimatation (chapitre 2) voir 1.35 (van Iersel 2006) ce qui a un impact non négligeable sur la justesse des modèles de cultures.

La variabilité génétique des taux de respiration et leur réponse à l'augmentation des températures n'a jusqu'alors pas été étudiée et est aussi une voie de travail pour améliorer la validité des modèles.

### ***Représentativité des mesures***

Les mesures de respiration réalisées à l'échelle de la feuille étaient cohérentes avec celles réalisées à l'échelle de la plante (chapitre 1). Cependant, se pose la question de la représentativité de ces mesures à l'échelle de la plante entière lorsque le système racinaire est inclus et à l'échelle du cycle de développement.

Le système sol/racine semble représenter une large proportion de la respiration totale de la plante (données non présentées) dont il est difficile d'identifier précisément la respiration des racines de celle des organismes microbiens du sol. Afin d'obtenir un bilan carboné complet, la prise en compte du système racinaire paraît judicieux même si son étude dans des conditions 100% naturelles semble très compliqué.

À l'échelle du cycle de développement, le taux de respiration par gramme de matière varie sans doute en fonction de l'activité métabolique et de la composition de la matière. On peut supposer qu'à un stade jeune, la respiration par gramme de matière est plus importante qu'à un stade de développement plus avancé. En effet, au début du développement, l'activité méristématique est très importante nécessitant beaucoup d'énergie et donc de respiration. À un stade de développement plus avancé, certains organes sont matures et ne nécessitent plus que de la respiration de maintenance.

## ***Distinction entre respiration de maintenance et de croissance***

Depuis des dizaines d'années, la respiration de maintenance est dissociée de la respiration de croissance, chacune ayant une fonction propre et une sensibilité environnementale distincte.

La respiration de maintenance correspond à l'énergie nécessaire au maintien de la biomasse existante et serait la composante fonctionnelle de la respiration sensible aux variations de la température. La théorie veut que cette composante de la respiration ne soit pas dépendante de la teneur en assimilats et qu'en cas de disponibilité limitée, certains organes soient sacrifiés pour conserver un taux de respiration de maintenance minimum nécessaire pour la plante.

La respiration de croissance quant à elle, correspond à l'énergie nécessaire à la création de biomasse et dépendrait en amont de la disponibilité en assimilats et en aval de la demande de la plante. Cette demande évolue selon la composition chimique des tissus créés et selon la vitesse de production de ces tissus. À composition équivalente, le coût énergétique de la production d'un gramme de tissu est constant.

En prenant un angle d'étude différent, les affirmations inscrites ci-dessus deviennent peu crédibles et posent la question de la pertinence de la distinction de la respiration en ses deux composantes principales que sont la maintenance et la croissance. En effet, si l'on considère qu'à l'échelle d'une feuille mature, la respiration mesurée est essentiellement de la respiration de maintenance (la part de la respiration de croissance ne correspondant qu'au chargement du phloème, peu coûteux en énergie), alors la relation linéaire positive mise en évidence dans le chapitre 2 suggère une dépendance de la respiration de maintenance à la disponibilité en assimilats. En ce qui concerne la respiration de croissance, l'augmentation de la température induit une production plus rapide de la biomasse nouvelle et donc une demande plus importante de la plante. Cette demande accrue nécessite un taux plus élevé de respiration de croissance montrant un lien, même indirect, avec la température.

Dès lors, si les respirations de maintenance et de croissance sont toutes les deux dépendantes de la température et de la disponibilité en assimilats, ce qui reste à démontrer formellement, la distinction entre respiration de maintenance et de croissance n'apparaît plus légitime.

## ***Importance de la valeur $Q_{10}$ dans les modèles***

Comme nous l'avons vu précédemment, la valeur  $Q_{10} = 2$  semble être une surestimation de ce qu'est la réalité de la réponse de la respiration à l'augmentation de la température sur le long terme. Son utilisation dans les modèles est toutefois dominante car peu d'études ont eu pour but de préciser cette valeur (Penning de Vries *et al.* 1989 ; Bouman *et al.* 2001). Dans ce travail, le rendement en grains, modélisé avec un  $Q_{10} = 1.5$ , est d'environ 4% supérieur à celui modélisé avec un  $Q_{10} = 2$ , suite à une augmentation de la température moyenne journalière de 2°C. Ce résultat montre bien que la réponse de la respiration à l'augmentation de la température est une variable importante dans la modélisation des cultures. L'amélioration des

connaissances sur ce point est une étape clef pour améliorer la justesse des modèles. La prise en compte de la notion d'acclimatation qui intervient d'ores et déjà suite au réchauffement climatique, permettrait de rendre compte plus justement du comportement des plantes face à ce changement et ainsi estimer au mieux les futurs rendements.

## Perspectives

---

### ***Confirmer la cohérence des résultats à l'échelle de la plante et du couvert, dans des environnements variés***

La grande majorité des résultats obtenus dans cette étude sont issus de mesures réalisées à l'échelle de la feuille dans un environnement de type tropical humide posant la question de leur transposition à l'échelle de la plante ou du couvert dans d'autres conditions environnementales.

Le bilan carboné doit être pensé de façon globale, c'est-à-dire au niveau de la plante entière (système racinaire inclus) mais aussi au niveau de la journée entière (jour + nuit). Des expérimentations doivent donc être pensées en ce sens. On peut, par exemple, imaginer un dispositif dans lequel la partie aérienne et le système racinaire seraient isolés, permettant de mesurer les échanges gazeux indépendamment tout au long de la journée et du cycle. Dans un tel système, la modification des conditions environnementales dans chacun des deux compartiments paraît aisée. La difficulté d'un tel dispositif serait de mesurer la respiration racinaire seule, c'est-à-dire sans celle du sol. Une expérimentation en hydroponie pourrait être une solution même si celle-ci ne peut être représentative du comportement naturel des racines. Les effets mécaniques du sol et les interactions biotiques avec les microorganismes jouant probablement un rôle non négligeable dans le développement du système racinaire.

Mettre en place des expérimentations similaires à celles présentées dans ce travail ou suggérées ci-dessus dans des conditions environnementales variées, permettrait de rendre compte du comportement de la respiration face à la température dans des conditions climatiques plus sèches, moins lumineuses et sur des terres plus ou moins favorables, par exemple. Cette diversité de culture apporterait sans doute de nouveaux éléments et participerait à l'amélioration des connaissances sur le lien entre respiration, rendement et conditions de développement. Cette transposition des résultats à d'autres conditions environnementales nécessite principalement des moyens humains, un réseau de partenaires bien réparti sur les aires de productions du riz et des moyens financiers.

## ***Diversité génétique de la réponse de la respiration à l'augmentation de la température nocturne***

La sensibilité d'une variété à l'augmentation de la température nocturne dépend en premier lieu du processus ou du paramètre étudié. Ainsi, dans ce travail, M202 et Cocodrie sont les seuls cultivars affectés par l'augmentation de la température nocturne en termes de rendement en grains. A contrario, en termes de respiration, l'ensemble des cultivars étudiés a été affecté. Ainsi, N22 (tolérant) et M202 (sensible), par exemple, ont eu une réponse similaire de la respiration suite à l'augmentation de la température nocturne. La question est de savoir si cette réponse commune présentée dans ce travail est universelle ou s'il existe d'autres modes de réponse.

Une étude de la réponse de la respiration à l'augmentation de la température sur un large panel de cultivars regroupant des sensibles, des tolérants, des cultivars au potentiel de rendement élevé ou faible de différentes sous-espèces, permettrait probablement d'identifier différents modes de réponse, s'ils existent. Dans l'hypothèse où différents modes existent, l'étape suivante sera de déterminer si l'un (plusieurs) d'entre eux est (sont) associé(s) à la tolérance à l'augmentation de la température. Enfin, l'identification des caractères discriminants de ces différents modes permettant d'identifier rapidement le comportement de tel ou tel cultivar, permettra aux sélectionneurs de valoriser cette éventuelle tolérance dans les variétés de demain.

## ***Améliorer la modélisation pour identifier les causes de la diminution des rendements***

Jusqu'à présent, aucune étude n'a permis de déterminer les causes de la diminution des rendements rapportée par Peng *et al.* (2004) lorsque la température nocturne augmente. De plus, seule la production en grains des cultivars japonica a été impactée par l'augmentation de la température nocturne dans ce travail. L'augmentation de la respiration, notamment la part de respiration de maintenance, est une hypothèse qui a été testée mais qui, bien qu'affectée par l'augmentation de la température nocturne, n'a pas pu être associée à une modification significative du rendement. Néanmoins, l'augmentation de la respiration lorsque la température augmente est probablement impliquée dans la balance carbonée des plantes et au final dans la mise en place du rendement. Ceci est largement suggéré dans les modèles de cultures bien que ces derniers surestiment la réponse de la respiration à l'augmentation de la température en ne prenant pas en compte l'acclimatation.

L'amélioration de la prédiction des rendements par les modèles de cultures nécessitera la prise en compte de plusieurs variables, notamment les interactions entre photosynthèse, photorespiration et respiration qui sont des acteurs majeurs dans la balance carbonée des plantes. La respiration est plus faible de jour que de nuit mais sa réponse à l'augmentation des températures est méconnue. On peut supposer que la part de la respiration de maintenance

reste stable de jour comme de nuit car elle est dépendante de la biomasse existante et donc indépendante, *a priori*, du statut carboné de la plante. La variation de la respiration serait alors due à la respiration de croissance. Une fois encore, une telle hypothèse se base sur la distinction entre respiration de maintenance et de croissance qui n'est sans doute pas pertinente.

### ***Sélectionner ou créer des variétés sur de nouveaux critères***

Au vu du rôle de la respiration et des pertes en carbohydrates dans l'élaboration du rendement, l'augmentation du ratio photosynthèse:respiration permettrait d'augmenter la biomasse produite et ainsi d'augmenter les rendements pour un indice de récolte inchangé. À l'échelle d'un programme de sélection, accumuler plus de biomasse tout en limitant les pertes est une voie de recherche pour améliorer les variétés, à condition que cette biomasse soit utilisée de manière efficace, sans par exemple accroître de manière démesurée la surface foliaire. Des pistes en ce sens sont proposées par Dingkuhn *et al.* (soumis à Field Crop Research) suggérant que le maintien uniquement des deux ou trois derniers étages foliaires en activité, avec une concentration en azote élevée, après floraison permettrait i) d'augmenter l'efficacité d'utilisation du rayonnement qui diminue après floraison pour les cultivars actuels, à cause de la sénescence des feuilles, ii) de maintenir un taux de respiration de maintenance, à l'échelle de la plante, relativement faible, via la sénescence des feuilles des étages foliaires inférieurs.

Ces nouveaux critères d'amélioration, s'ils s'avèrent pertinents sur le terrain, nécessiteront des connaissances accrues sur le bilan carboné de la plante à l'échelle du cycle et sur les interactions entre photosynthèse et respiration. Il conviendra aussi d'identifier des caractères, plus accessibles, mais tout autant pertinents et discriminants, pour faciliter les programmes de phénotypage sur le terrain.

## Références

- Amthor JS.** 2000. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany* **86**, 1-20.
- Atkin OK, Tjoelker MG.** 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* **8**, 343-351.
- Bouman BAM, Kropff MJ, Tuong TP, Wopereis MCS, Ten Berge HFM, Van Laar HH.** 2001. ORYZA2000: modeling lowland rice. *International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, and Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands*.
- Chi YG, Xu M, Shen RC, Wan SQ.** 2013. Acclimation of leaf dark respiration to nocturnal and diurnal warming in a semiarid temperate steppe. *Functional Plant Biology* **40**, 1159-1167.
- Chotamonsak C, Salathe EP, Jr., Kreasuwan J, Chantara S, Siriwitayakorn K.** 2011. Projected climate change over Southeast Asia simulated using a WRF regional climate model. *Atmospheric Science Letters* **12**, 213-219.
- Kanno K, Mae T, Makino A.** 2009. High night temperature stimulates photosynthesis, biomass production and growth during the vegetative stage of rice plants. *Soil Science and Plant Nutrition* **55**, 124-131.
- Kanno K, Makino A.** 2010. Increased grain yield and biomass allocation in rice under cool night temperature. *Soil Science and Plant Nutrition* **56**, 412-417.
- Liu YF, Qi MF, Li TL.** 2012. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery. *Plant Science* **196**, 8-17.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2009a. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**, 999-1008.
- Mohammed AR, Tarpley L.** 2010. Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *European Journal of Agronomy* **33**, 117-123.
- Nagarajan S, Jagadish SVK, Prasad ASH, Thomar AK, Anand A, Pal M, Agarwal PK.** 2010. Local climate affects growth, yield and grain quality of aromatic and non-aromatic rice in northwestern India. *Agriculture Ecosystems & Environment* **138**, 274-281.
- O'Sullivan OS, Weerasinghe KWLK, Evans JR, Egerton JJG, Tjoelker MG, Atkin OK.** 2013. High-resolution temperature responses of leaf respiration in snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) reveal high-temperature limits to respiratory function. *Plant Cell and Environment* **36**, 1268-1284.
- Peng SB, Huang JL, Sheehy JE, Laza RC, Visperas RM, Zhong XH, Centeno GS, Khush GS, Cassman KG.** 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**, 9971-9975.
- Penning de Vries F, Jansen D, ten Berge H, Bakema A.** 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Simulation Monographs. Wageningen (Netherlands): Pudoc.



- Shi W, Muthurajan R, Rahman H, Selvam J, Peng S, Zou Y, Jagadish KSV.** 2012. Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. *New Phytologist* **197**, 825-837.
- Turnbull MH, Murthy R, Griffin KL.** 2002. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant Cell and Environment* **25**, 1729-1737.
- van Iersel MW.** 2006. Respiratory Q(10) of marigold (*Tagetes patula*) in response to long-term temperature differences and its relationship to growth and maintenance respiration. *Physiologia Plantarum* **128**, 289-301.
- Welch JR, Vincent JR, Auffhammer M, Moya PF, Dobermann A, Dawe D.** 2010. Rice yields in tropical/subtropical Asia exhibit large but opposing sensitivities to minimum and maximum temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 14562-14567.
- Yin X, Kropff MJ, Goudriaan J.** 1996. Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. *Annals of botany. Mar* **77**, 203-213.

## Annexe

### Diagramme pneumatique du GFS-3000

**Component** Grey or with pattern: components attached to the front side of the control unit, component is specified in the box

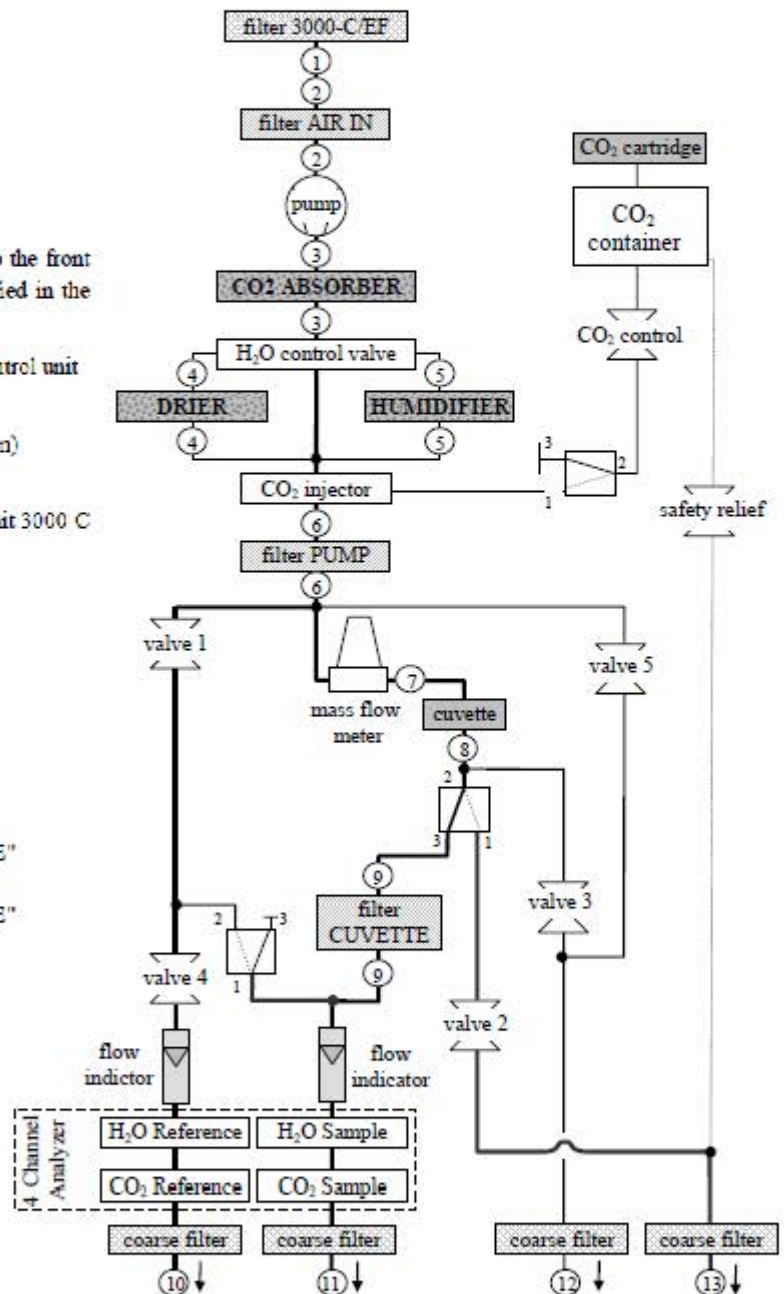
**Component** White background: components inside the control unit



Solenoid valve (solid line indicating the resting position)

⑥ Pneumatic connectors at the front side of the Control Unit 3000 C or 3100 C with numbering as follows:

- ① Pneumatic connector labeled "AIR IN"
- ② 2 pneumatic connectors labeled "FILTERS" / "AIR IN"
- ③ 2 pneumatic connectors labeled "CO<sub>2</sub> ABSORBER"
- ④ 2 pneumatic connectors labeled "DRIER"
- ⑤ 2 pneumatic connectors labeled "HUMIDIFIER"
- ⑥ 2 pneumatic connectors labeled "FILTERS" / "PUMP"
- ⑦ Pneumatic connector labeled "CUVETTE" / "TO"
- ⑧ Pneumatic connector labeled "CUVETTE" / "FROM"
- ⑨ 2 pneumatic connectors labeled "FILTERS" / "CUVETTE"
- ⑩ Pneumatic connector labeled "ANALYZER" / "REF"
- ⑪ Pneumatic connector labeled "ANALYZER" / "SAMPLE"
- ⑫ Pneumatic connector labeled "SAMPLE"
- ⑬ Pneumatic connector labeled "VENT"





**Résumé.** Sous un climat tropical humide, l'augmentation de la température nocturne a été associée à une diminution du rendement chez le riz. Une des hypothèses sous-tendant cette diminution est l'augmentation du taux de respiration nocturne ( $R_{\text{night}}$ ) diminuant les ressources carbonées disponibles pour la croissance de la plante. La respiration mitochondriale est communément divisée en deux composantes fonctionnelles :

- la respiration de maintenance ( $R_m$ ), qui est associée à toutes les réactions biochimiques requises pour entretenir la biomasse existante. Le taux de cette composante de la respiration doublerait suite à une augmentation de la température ambiante de  $10^{\circ}\text{C}$  ( $Q_{10} = 2$ ) ;
- la respiration de croissance ( $R_g$ ), qui est associée à tous les processus impliqués dans la création de biomasse. Cette composante de la respiration est dépendante de la disponibilité en carbohydrates dans la plante, et donc de la photosynthèse, mais aussi de la demande de la plante.

Ce travail de thèse a pour objectifs de (1) déterminer l'effet instantané (sans acclimatation) et sur le long terme (acclimatation) de l'augmentation de la température nocturne, proche de celle prédite par les scénarios climatiques, sur  $R_{\text{night}}$  et la production de biomasse et de grains ; (2) évaluer le coût de  $R_{\text{night}}$  en terme de biomasse à l'échelle de la plante entière ; (3) estimer  $R_m$  et sa réponse à l'augmentation de la température ; (4) évaluer l'effet de la valeur  $Q_{10}$  sur la modélisation de la production en biomasse. Pour atteindre ces objectifs, deux expérimentations ont été conduites en serre, deux en chambres de culture et une au champ, à Montpellier (France) et à la station expérimentale de l'IRRI (International Rice Research Institute, Philippines). L'augmentation modérée de la température nocturne de  $1.9^{\circ}\text{C}$  au champ et  $3.5^{\circ}\text{C}$  en chambre de culture de l'initiation paniculaire à maturité, et de  $3.8$  à  $5.4^{\circ}\text{C}$  en serre du repiquage à maturité, a entraîné l'augmentation significative de  $R_{\text{night}}$  ( $+13$  à  $+35\%$ ). Dans le même temps, cette augmentation n'a pas eu d'effet significatif sur la production de biomasse sèche et de grains des écotypes indica et aus, mais la production en grains de l'écotype japonica a été significativement plus faible. Le coût en biomasse de la respiration, en conditions de température nocturne plus élevée, a augmenté légèrement mais n'a pas été associé à une variation significative de la production de biomasse sèche. L'augmentation de la température nocturne sur le long terme (acclimatation) a eu un impact plus faible sur  $R_{\text{night}}$  (facteur de  $1.14$  à  $1.67$  entre  $21$  et  $31^{\circ}\text{C}$ ) que l'augmentation instantanée (sans acclimatation) (facteur  $2.4$  entre  $21$  et  $31^{\circ}\text{C}$ ). Le coût quotidien en biomasse de  $R_m$ , a été de  $0.3$  à  $1.2\%$  (feuilles complètement développées) et de  $1.5$  à  $2.5\%$  (plantules entières). La  $R_m$  a augmenté d'un facteur  $1.49$  entre  $21$  et  $31^{\circ}\text{C}$  et représentait environ  $33\%$  de  $R_{\text{night}}$ . Ce facteur est plus faible que l'hypothèse du  $Q_{10} = 2$  qui surestime les effets de l'augmentation des températures sur  $R_m$ . Le modèle d'analyse de sensibilité a montré que la valeur du coefficient  $Q_{10}$  a un rôle significatif dans la prédiction de la production de biomasse sèche dans les modèles de culture. Le rendement simulé diminue de  $9\%$  ( $Q_{10} = 2$ ) et de  $5\%$  ( $Q_{10} = 1.5$ ) lorsque la température moyenne journalière augmente de  $2^{\circ}\text{C}$ . Ainsi, prendre en compte l'acclimatation dans la réponse des plantes à l'augmentation des températures est important pour augmenter la précision des modèles. L'augmentation de la précision des modèles passera aussi par l'analyse des variations de la respiration en conditions naturelles.

**Abstract.** In tropical climate, increasing night temperature was reported to be associated with a decline in grain yield in rice. This can be partly due to an increase in night respiration rate ( $R_{\text{night}}$ ) which causes a depletion of carbohydrate supply available for plant growth. Mitochondrial respiration is commonly divided in two functional components;

- Maintenance respiration ( $R_m$ ) which is associated with all biochemical reactions required to maintain existing biomass. The rate of this respiration component would double when ambient temperature increase by  $10^{\circ}\text{C}$  ( $Q_{10} = 2$ ).
- Growth respiration which is associated with all processes involved in establishment of new biomass. This respiration component is driven by carbohydrate supply and thus, by the photosynthesis rate, and by plant demand.

The present work aims to (1) determine the effects of short-term (without acclimation) and long-term (with acclimation) increase in night temperature similar to that projected by future climate scenarios on  $R_{\text{night}}$ , and vegetative biomass production and grain yield; (2) evaluate, in terms of loss of biomass, the cost of  $R_{\text{night}}$  at plant scale; (3) estimate the  $R_m$  and its response to temperature; and (4) evaluate the impact of  $Q_{10}$  value on biomass production. To achieve these objectives, three experiments (one unexploitable) were conducted in greenhouses, two in growth chambers and one in the field, at Montpellier (France) or at the experimental station of IRRI (International Rice Research Institute). The moderate increase in night temperature from panicle initiation to maturity in the field by  $1.9^{\circ}\text{C}$  and in growth chambers by  $3.5^{\circ}\text{C}$ , and from transplanting to maturity in greenhouse experiments by  $3.8$  to  $5.4^{\circ}\text{C}$ , did affect significantly  $R_{\text{night}}$  that increased by  $13$  to  $35\%$ . In the same time, it did not affect significantly biomass production and grain yield for indica and aus cultivars, whereas grain production decline was observed for japonica. Calculated biomass losses due to increased  $R_{\text{night}}$  under increased night temperature were important but were not associated with a change in biomass production or grain yield. Effect of long-term exposure to increased night temperature (acclimation) on  $R_{\text{night}}$  was smaller (factor  $1.14$  to  $1.67$  between  $21$  to  $31^{\circ}\text{C}$ ) than that of short-term exposure (without acclimation) (factor  $2.4$  between  $21$  to  $31^{\circ}\text{C}$ ). In this work,  $0.3$  to  $1.2\%$  (expanded leaves) and  $1.5$  to  $2.5\%$  (whole seedlings) of existing dry biomass was lost daily to  $R_m$ . The  $R_{\text{night}}$  was composed by about  $33\%$  of  $R_m$ , which increased by factor  $1.49$  between  $21$  and  $31^{\circ}\text{C}$ . This is below the common assumption of  $Q_{10} = 2$  that thus overestimates the effect of increasing night temperature on  $R_m$ . A model sensitivity analysis showed that the  $Q_{10}$  value is important in the prediction of biomass production in crop models. Yield is expected to decline by  $9\%$  ( $Q_{10} = 2$  assumption) and by  $5\%$  ( $Q_{10} = 1.5$  assumption) with increasing mean daily temperature by  $2^{\circ}\text{C}$ . Thus, taking into account the acclimation response to temperature change is important for models accuracy. Making crop models more accurate requires more knowledge thermal effect on respiration in the field.